BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

4[e] série

SECTION B

ADANSONIA
Botanique
Phytochimie

Tome 7 — 1985

PARIS
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 5[e]

MISSOURI BOTANICAL
MAY 28 1986
GARDEN LIBRARY


SHOUT
SHARE
IT

ISSN 0240-8937

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

SERIE T. 7 1985 N° 1

Janvier-Mars 1985

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris
Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur J.-F. LEROY, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédaction : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc...

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 336.47.25. Ils sont examinés par le Comité de lecture et soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscule, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

ILLUSTRATIONS : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

TIRÉS-à-PART : 50 tirés-à-part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60.

Abonnements pour l'année 1985 (prix h.t.)

Abonnement général (Sections A, B, C) : 1 260 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 780 F.
Section B : Adansonia, botanique : 360 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 250 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 7, 1985, section B, *ADANSONIA*, n° 1

SOMMAIRE — *CONTENTS*

JACQUES-FÉLIX, H. — Les Memecyleae (Melastomataceae) de Madagascar (2e partie). 3

The Memecyleae (Melastomataceae) of Madagascar (part 2).

BOSSER, J. & RABEVOHITRA, R. — Présence du genre Schrebera Roxb. (Oleaceae) à Madagascar 59

The genus Schrebera Roxb. (Oleaceae) found in Madagascar.

ROSSIGNOL, L. & ROSSIGNOL, M. — Architecture et tendances évolutives dans le genre Phyllanthus (Euphorbiaceae) 67

Architecture and evolutionary tendancies in the genus Phyllanthus (Euphorbiaceae).

VILLIERS, J.-F. — Une nouvelle espèce de Nothapodytes Blume (Icacinaceae) en Indochine 81

A new species of Nothapodytes Blume (Icacinaceae) from Indochina.

REYNAUD, C. — Étude des téguments des graines de quelques Hypericum (Guttiferae) méditerranéens observés au M.E.B. I 85

Study of the seed coat of some mediterranean species of Hypericum (Guttiferae) by S.E.M. I.

SANTISUK, T. — A new species of Dolichandrone (Bignoniaceae) from S. E. Asia.... 97

Une nouvelle espèce de Dolichandrone de l'Asie du Sud-Est.

NICOLAS, P. — Contribution à l'étude du genre Hemionitis L. 3. La ramification de H. arifolia (Burm.) Moore (Adiantaceae) et conclusions générales relatives à ce genre 105

Contribution to the study of the genus Hemionitis L. 3. The branching system of H. arifolia (Burm.) Moore (Adiantaceae) and general conclusions concerning the genus.

Revue bibliographique 111

Review.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 1 : 3-58.

Les *Memecyleae* (*Melastomataceae*) de Madagascar
(2e partie)

H. Jacques-Félix

Résumé : La première partie de ce travail a été publiée dans le *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* sect. B, *Adansonia* 6 (4) : 383-451. Les caractères morphologiques et anatomiques distinctifs, la classification, l'histoire du peuplement et la distribution géographique des *Memecyleae* de Madagascar y ont été discutés ; une clé des sections et des espèces de *Memecylon* malgaches a été présentée ; les espèces appartenant aux sections *Capuronia, Humbertocylon, Pseudokibessia, Prememecylon, Pseudonaxiandra* et *Clavistamina* du genre *Memecylon* ont été décrites. Cette deuxième partie est consacrée aux espèces appartenant à la section *Memecylon* et aux genres *Lijndenia* et *Warneckea.*

Summary : The first part of this study was published in *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* sect. B, *Adansonia* 6 (4) : 383-451. The distinctive morphological and anatomical characters, classification, origin, history, and geographical distribution of the *Memecyleae* of Madagascar were treated there ; a key to the sections and species of madagascan *Memecylon* was given ; the species belonging to the sections *Capuronia, Humbertocylon, Pseudokibessia, Prememecylon, Pseudonaxiandra,* and *Clavistamina* of the genus *Memecylon* were described. This second part concerns the species belonging to section *Memecylon* and to the genera *Lijndenia* and *Warneckea.*

Henri Jacques-Félix, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Nous avons démembré les *Memecyleae* de Madagascar en reconnaissant les deux genres *Warneckea* et *Lijndenia*, récemment réhabilités. Même ainsi, le genre *Memecylon*, en raison de sa grande faculté évolutive insulaire, est encore hétérogène, et nous y avons établi plusieurs sections, dont celles qui sont particulières à la Région malgache ont été publiées dans le fascicule précédent d'Adansonia. La section *Memecylon*, traitée ci-après, conserve les espèces les moins différenciées, et plus ou moins proches de celles d'Indo-Malaisie, d'Océanie, d'Australie et d'Afrique.

Section Memecylon

Feuilles de taille variable (des plus grandes aux plus petites) ; sclérites généralement filiformes, quelques espèces à sclérites colomnaires ; cymes généralement ramifiées, mais souvent contractées ou réduites ; calice entier ou valvaire ; étamines dolabriformes avec glande ; fruits souvent globuleux.

ESPÈCE-TYPE : *M. capitellatum* L., Sri Lanka.

Les 41 espèces se retrouvent dans les différents territoires biogéographiques, y compris ceux de la Région ouest.

38. **Memecylon mananjebense** H. Perr.

Mém. Acad. Malg. 12 : 211 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 292 (1951).

TYPE : *Perrier 6348* (holo-, P).

Arbuste de 4 à 5 m ; rameaux robustes, arrondis, épaissis aux nœuds. Feuilles subcoriaces, opaques, brillantes et finement grenues dessus, presque lisses dessous, déchirure fibreuse mais peu de résistance à la rupture ; pétiole 1 mm ; limbe oblong, 1,5 × 9 cm, base arrondie et étroitement cordée sur le pétiole, sommet arrondi ; nervure médiane seule bien visible, imprimée dessus, nettement saillante et arrondie dessous ; transversales parfois un peu visibles dessous, presque perpendiculaires à la médiane, mais arquées, espacées de 5 mm, connectées à 1 mm de la marge.

Cymes sur les nœuds défeuillés, stipe robuste de 3 mm, non ou deux à trois fois brièvement ramifiées, longueur totale de 10 mm ; bractées caduques. Fleur non connue.

Fruit à pédicelle de 5 mm, globuleux, 7 × 6 mm, couronne évasée de 1,5 mm.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Perrier 6348*, Sambirano, haut bassin du Mananjeba, rocailles gneissiques en bordure de torrent, vers 300 m (fr., 8.1913).

39. **Memecylon subsessile** H. Perr.

Mém. Acad. Malg. 12 : 214 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 290, *tab. 46* : 7-11 (1951).

TYPE : *Perrier 18416* (holo-, P).

Arbuste de 3 à 4 m ; rameaux arrondis, entrenœuds ± 3 cm, quelques nœuds aphylles. Feuilles subherbacées, finement ridées sur les deux faces, déchirure fibreuse ; pétiole robuste de 1 à 2 mm ; limbe étroitement lancéé à oblong, 3 × 19 cm, cordé à la base, acuminé-aigu au sommet ; nervure médiane imprimée dessus, saillante dessous ; transversales ± visibles, perpendiculaires à la médiane, espacées de ± 5 mm, connectées à 1 mm de la marge.

Cymes glomérulées sur les nœuds feuillés, parfois terminales, longues de 0,5 à 1 cm, 3-9-flores ; stipe de 2 mm ; bractées persistantes, celles du glomérule triangulaires, longues de 2 mm, les suivantes 1 × 1,5 mm. Fleur subsessile ; hypantho-calice obconique, 3 × 3 mm, lobes peu développés, arrondis ; pétales largement ovales, 1,5 × 2,5 mm, acuminés-aigus, onglet court ; anthère épaisse, dolabriforme (2 mm), mais thèques occupant la moitié de la longueur ; connectif brièvement conique, glande punctiforme ; cloisons épigynes peu développées ; style 6 mm ; ovaire 8-ovulé.

Fruit non connu.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Perrier 18416*, Ambatovola, sur la Vohitra, sous-bois vers 600 m (fl., 1.1928).

40. **Memecylon dolichophyllum** Naud.

Ann. Sci. nat. Bot., sér. 3, 18 : 266 (1852) ; PERRIER, Mém. Acad. Malg. 12 : 214 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 293 (1951).

TYPE : *Du Petit Thouars s.n.* (holo-, P).

Grand arbuste ; rameaux arrondis, rigides. Feuilles ternes, opaques, modérément ridées sur les deux faces ; pétiole bien précis, long de 2 à 4 mm ; limbe étroitement lancéé, jusqu'à 6 × 20 cm, arrondi sur le pétiole, en coin obtus au sommet, non acuminé ; nervure médiane mollement saillante dessous ; transversales peu visibles, modérément sigmoïdes.

Cymes contractées sur les nœuds défeuillés. Fleur non connue.

Fruits fasciculés par trois ou quatre, à pédicelle de 3-4 mm ; globuleux, 7 mm de diam., couronne calicinale étroite, tronquée.

Espèce encore mal connue par manque de fleurs.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 28114*, forêt de Sahavolamena, S de Soanierana-Ivongo (fr., 21.12.1967) ; *Du Petit Thouars s.n.*, s. loc.

41. **Memecylon crassinerve** Blume

Mus. Bot. 1 : 363 (1851) ; TRIANA, Trans. Linn. Soc. 28 : 156 (1871) ; COGNIAUX, Mon. Phan. 7 : 1145 (1891) ; PERRIER, Mém. Acad. Malg. 12 : 213 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 293 (1951).
— *Memecylon grandifolium* NAUDIN, Ann. Sci. nat. Bot., sér. 3, 18 : 266 (1852) ; TRIANA, *l.c.* : 156 (1871) ; COGNIAUX, *l.c.* : 1148 (1891) ; GRANDIDIER, Hist. nat. Madag., Bot., *tab. 399* (1894) ; PERRIER, *l.c.* : 202 (1932) ; *l.c.* : 274 (1951) ; type : *Pervillé 774* (holo-, P).

TYPE : *Pervillé s.n.* (holo-, L !).

Arbuste de 5 à 6 m ; rameaux épais de 8 à 10 mm ; nœuds aphylles florifères. Feuilles sessiles, oblongues ou un peu plus larges vers le haut, 6-8 × 20 cm, arrondies à faiblement cordées à la base, arrondies au sommet ; nervure médiane épaisse, saillante dessous ; transversales visibles sur les deux faces, légèrement obliques ; convergentes obscures, à 2-3 mm de la marge.

Cymes pluriflores, fasciculées sur les nœuds aphylles et défeuillés, brièvement stipitées (5-6 mm), ramifications intermédiaires contractées et ombelliformes ; bractées persistantes, triangulaires. Fleur à pédicelle de 8 mm ; hypantho-calice obconique, haut de 3 mm, lobes semi-ovales ; corolle conique dans le bouton, longue de 2,5 mm ; anthère longue de 1,5 mm, thèques fronto-ventrales ; connectif conique, incurvé par une glande elliptique occupant la moitié de la longueur.

Fruit (immature ?) ellipsoïde-urcéolé, bourrelet stylopode dans la couronne.

Le spécimen de PERVILLÉ, envoyé à Leide, sur lequel BLUME a établi l'espèce, était incomplet (dépourvu de fleurs), sans numéro, ni indication de localité. Ceux vus par NAUDIN, déposés à Paris, sont étiquetés comme récoltés à Nossibé, et portent le n° 774. La

publication du *M. grandifolium* Naudin est postérieure, mais il est évident que ces différentes parts proviennent d'une même récolte de PERVILLÉ.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Boivin 2206 ter*, Nossibé, bords de la riv. Djabal (fr., 2.1849) ; *Pervillé 774*, Nossibé, arbuste de 5 m, « le fruit est, dit-on, bon à manger, je ne l'ai jamais trouvé » (4.1841) ; *s.n.* (L).

42. **Memecylon ambrense** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 20.

A M. thouarsiano Naud., *foliis sessilibus subcordatisque ; floribus longe pedicellatis, differt.*

Arbuscula vel arbor ; ramulis robustis, teretibusque ; internodiis 5-8 cm longis. Folia sessilia, atroviridia, coriacea ; late elliptica, 8 cm lata, 14 cm longa, basi late rotundata subcordatave, apice rotundata ; nervo mediano lato, molliter infra prominenti ; ± 10 nervis pennatis utrinque prominentibus, plus minusve furcatis, cum convergentibus ad 2-5 mm marginem connatis. Cymae uniflorae, multae (12-18) confertae in nodis defoliatis, sessiles, ramulis contractis ; bracteis imbricatis 0,5 mm longis. Flos pedicello 8-10 mm longo ; corolla in alabastro longe denudata, conica apiculataque ; hypanthio campanulato, sinuato 4-dentatove ; petalis semi-ovatis apiculatisque, 3,5 × 5 mm, ungue destitutis. Stamina dolabriformia ; anthera sigmoidea, 3 mm longa ; connectivo antice gibboso, demum ab glandula parva incurvato, postice acuto ; filamento 6 mm longo. Stylus 10 mm longus, basi crassus, apice subulatus. Fructus 10-13 mm.

TYPE : *Capuron SF 681* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

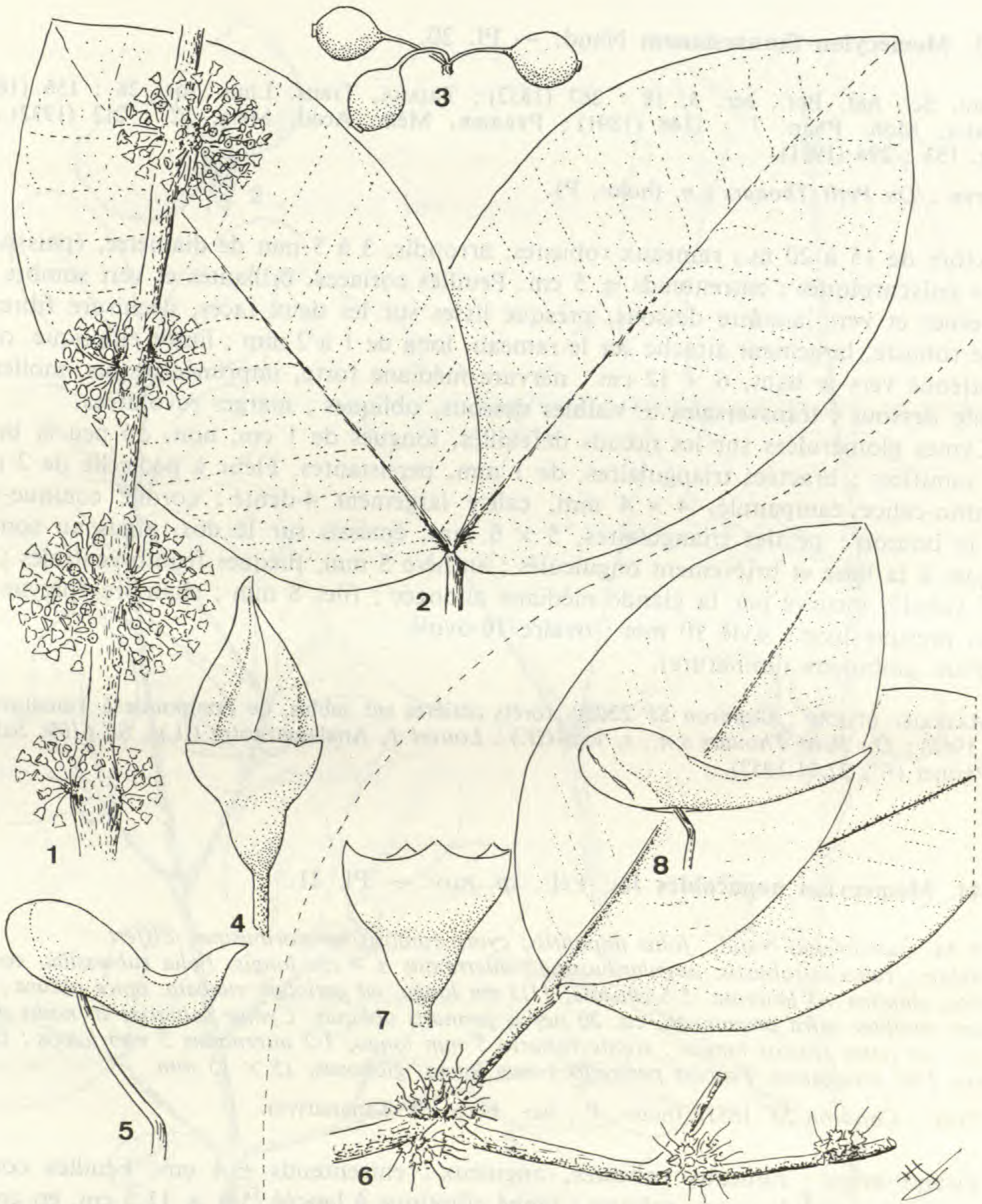
Petit arbre ; rameaux robustes, arrondis, entrenœuds de 5 à 8 cm. Feuilles sessiles, surfaces presque lisses, à déchirure fibreuse, vert sombre ; largement elliptiques, jusqu'à 8 × 14 cm, largement arrondies à subcordées à la base, arrondies au sommet ; nervure médiane large, mollement saillante dessous, env. 10 transversales, saillantes sur les deux faces, ± bifurquées avant leur connexion avec les convergentes modérément coarquées à 2-5 mm de la marge.

Cymes uniflores, glomérulées sur les nœuds défeuillés, stipes nuls et rameaux contractés, seulement marqués par les bractées imbriquées de 0,5 mm, soit une soixantaine de fleurs fasciculées par nœud. Fleur à pédicelle de 8 à 10 mm ; bouton floral à corolle largement découverte, conique-apiculée ; hypantho-calice cupulo-patellé, 4 × 3 mm ; calice sinué à 4-denté ; pétales 3,5 × 5 mm, semi-ovales, apiculés, base tronquée ; anthère longue de 3 mm, thèques 1 mm ; connectif d'abord bossu sur le dos, puis brusquement déprimé dans sa partie postérieure par une petite glande de 0,5 mm, extrémité aiguë ; filet 6 mm ; chambre épigyne concave, cloisons peu importantes, subcruciformes ; style de 8 à 10 mm, épais, puis subulé à l'apex, stigmate punctiforme.

Fruit longuement pédicellé, jusqu'à 15 mm, ellipsoïde, 10 × 13 mm, plus couronne calicinale étroite, stylopode saillant.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 681*, station forestière des Roussettes, Mt. d'Ambre, arbre de 15 m (fl., 26.1.1950) ; *Humbert 32099*, forêt d'Ambre, sol argileux latéritique sur basalte, feuilles vert wagon, corolle violet pâle (11.1959 — 1.1960) ; *SF 9961*, Mt. d'Ambre (fr., 23.5.1954).

Belle espèce caractérisée par ses nombreuses fleurs fasciculées sur les nœuds défeuillés.



Pl. 20. — **Memecylon ambrense** Jac.-Fél. : **1, 2 & 3**, rameau fleuri, paire de feuilles terminales, fruits × 3/5 ; **4**, bouton floral × 5,5 ; **5**, étamine × 11. (**1, 2**, *Capuron SF 681* ; **3**, *SF 9961* ; **4, 5**, *Humbert 32099*). — **M. thouarsianum** Naud. : **6**, rameau fleuri × 3/5 ; **7**, hypanthe × 5,5 ; **8**, étamine × 11. (*Louvel 1*).

43. **Memecylon thouarsianum** Naud. — Pl. 20.

Ann. Sci. nat. Bot., sér. 3, 18 : 267 (1852) ; Triana, Trans. Linn. Soc. 28 : 156 (1871) ; Cogniaux, Mon. Phan. 7 : 1148 (1891) ; Perrier, Mém. Acad. Malg. 12 : 212 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 294 (1951).

Type : *Du Petit Thouars s.n.* (holo-, P).

Arbre de 15 à 20 m ; rameaux robustes, arrondis, 3 à 5 mm de diamètre, épaissis aux nœuds polycarpiques ; entrenœuds ± 5 cm. Feuilles coriaces, brillantes et vert sombre dessus, ternes et vert jaunâtre dessous, presque lisses sur les deux faces, déchirure fibreuse ; pétiole robuste, largement attaché sur le rameau, long de 1 à 2 mm ; limbe elliptique, ou un peu atténué vers le haut, 6 × 12 cm ; nervure médiane forte, imprimée dessus, mollement saillante dessous ; transversales ± visibles dessous, obliques ; marges révolutées.

Cymes glomérulées sur les nœuds défeuillés, longues de 1 cm, non, ou peu et brièvement ramifiées ; bractées triangulaires, de 1 mm, persistantes. Fleur à pédicelle de 2 mm ; hypantho-calice campanulé, 4 × 4 mm, calice largement 4-denté ; corolle conique-aiguë dans le bouton ; pétales triangulaires, 5 × 6 mm, épaissis sur le dos, aigus au sommet, tronqués à la base et brièvement onguiculés ; anthère 5 mm, thèques fronto-ventrales ; connectif subulé, incurvé par la glande médiane allongée ; filet 8 mm ; chambre épigyne profonde, presque lisse ; style 10 mm ; ovaire 16-ovulé.

Fruit globuleux (immature).

Matériel étudié : *Capuron SF 22080*, forêts côtières sur sables, de Foulpointe à Tamatave (fl., 22.11.1962) ; *Du Petit Thouars s.n.*, s. loc. (fr.) ; *Louvel 1*, Analamazaotra (fl.) ; *SF 6109*, Sahamaloto-Périnet (fl., 22.11.1952).

44. **Memecylon uapacoides** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 21.

A M. thouarsiano Naud., *foliis impolitis ; cymis ramosis longioribusque, differt.*

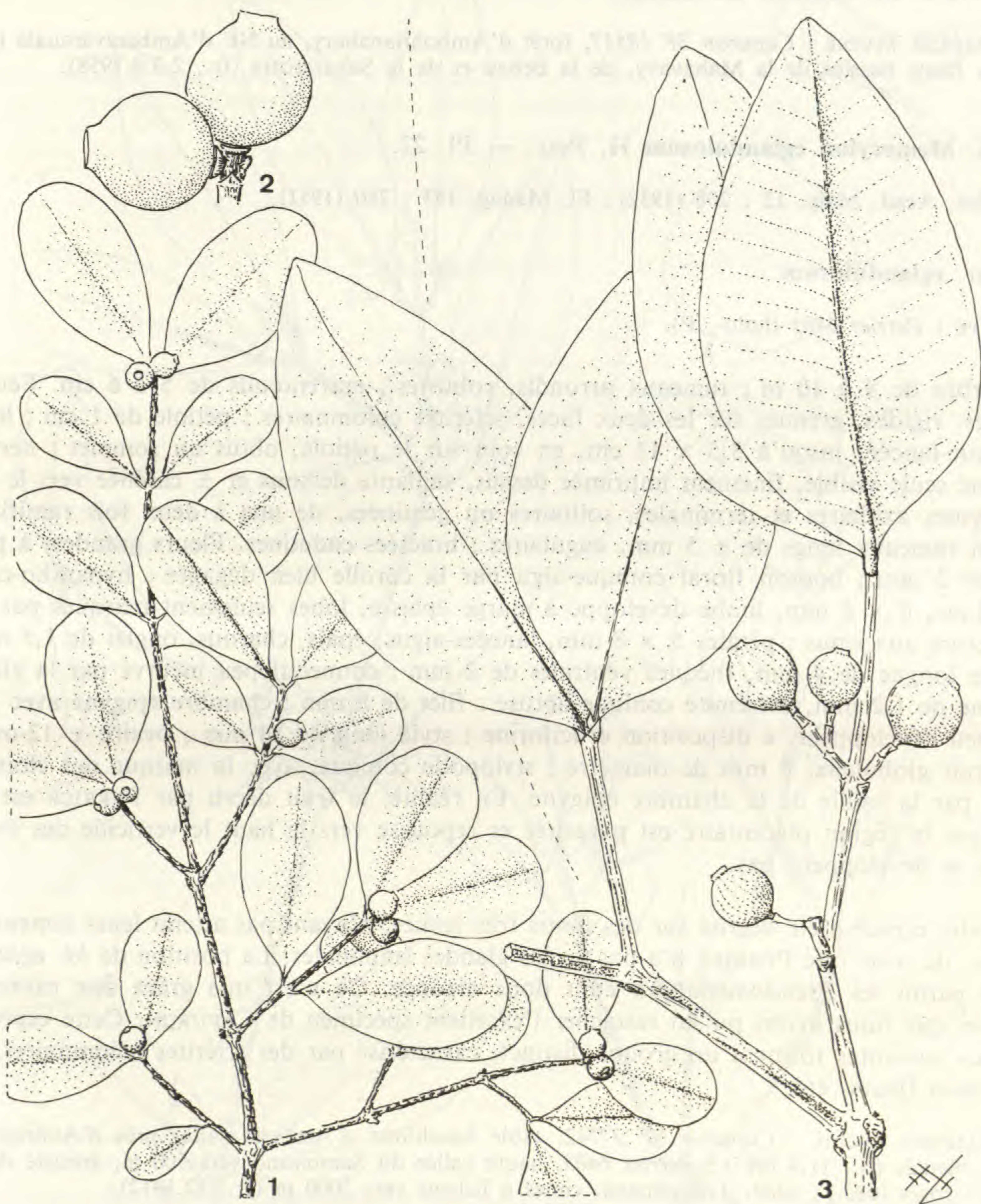
Arbor ; ramulis robustis, angularibusque ; internodiis ± 4 cm longis. Folia subsessilia, coriacea, impolita, elliptica vel lanceata, 5-6 cm lata, 11,5 cm longa, ad petiolum cuneata, apice obtusa ; nervo mediano molliter infra prominenti, ca. 20 nervis pennatis obliquis. Cymae solitariae in nodis defoliatis ; 3,5 cm (cum fructo) longae ; stipite robusto 5 mm longo, 1-2 internodiis 5 mm longis ; bracteis caducis. Flos incognitus. Fructus pedicello 1 mm longo, globosus, 15 × 15 mm.

Type : *Capuron SF 18517* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Grand arbre ; rameaux robustes, anguleux ; entrenœuds ± 4 cm. Feuilles coriaces, ternes, ridées ; pétiole court, robuste ; limbe elliptique à lancéé, 5-6 × 11,5 cm, en coin sur le pétiole, sommet obtus ; nervure médiane mollement saillante dessous ; une vingtaine de transversales visibles dessous, obliques.

Cymes sur les nœuds défeuillés, d'une longueur totale de 3,5 cm ; stipe robuste de 5 mm, de une à deux fois ramifiées ; bractées caduques. Fleur non connue.

Fruit avec pédicelle de 1 mm, globuleux, 15 × 15 mm ; sommet de l'ovaire 4-cannelé.



Pl. 21. — **Memecylon vaccinioides** Jac.-Fél. : **1**, rameaux fructifères × 3/5 ; **2**, cymule de deux fruits × 2,7. (*Capuron SF 18760*). — **M. uapacoides** Jac.-Fél. : **3**, rameaux fructifères × 3/5. (*Capuron SF 18517*).

Spécimen incomplet, mais espèce intéressante, de type ombrophile, récoltée à la limite du centre et du domaine occidental.

Matériel étudié : *Capuron SF 18517*, forêt d'Ambohijanahary, au NE d'Ambaravaranala (confins des hauts bassins de la Mahavavy, de la Bebao et de la Sakasarotra (fr., 2-3.4.1958).

45. **Memecylon eglandulosum** H. Perr. — Pl. 22.

Mém. Acad. Malg. 12 : 208 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 280 (1951).

var. **eglandulosum**

Type : *Perrier 6483* (holo-, P).

Arbre de 8 à 10 m ; rameaux arrondis, robustes ; entrenœuds de 5 à 6 cm. Feuilles coriaces, rigides, grenues sur les deux faces, sclérites colomnaires ; pétiole de 1 cm ; limbe elliptique-lancéé, jusqu'à 3,5 × 11 cm, en coin sur le pétiole, obtus au sommet ; nervure médiane seule visible, finement imprimée dessus, saillante dessous et ± carénée vers le bas. Cymes axillaires et terminales, solitaires ou géminées, de une à deux fois ramifiées ; stipe et rameaux longs de ± 5 mm, angulaires ; bractées caduques. Fleurs grandes, à pédicelle de 2 mm ; bouton floral conique-aigu par la corolle bien dégagée ; hypantho-calice obconique, 6 × 4 mm, limbe développé à marge épaisse, lobes seulement marqués par une échancrure aux sinus ; pétales 5 × 8 mm, lancéés-aigus, épais, charnus, onglet de 1,5 mm ; anthère longue de 4 mm, thèques ventrales de 2 mm ; connectif peu incurvé par la glande médiane de 1,2 mm, extrémité conique-obtuse ; filet de 8 mm ; chambre épigyne avec cloisons peu développées, à disposition cruciforme ; style long de 14 mm ; ovaire ± 12-ovulé. Fruit globuleux, 8 mm de diamètre ; stylopode conique, avec la marque des cloisons, formé par la saillie de la chambre épigyne. En réalité, le fruit décrit par Perrier est une galle, car la région placentaire est parasitée et repousse vers le haut le verticille des ovules qui ne se développent pas.

Cette espèce a été décrite sur des fleurs très jeunes, n'ayant pas atteint leurs dimensions exactes, de sorte que Perrier n'a pas vu les glandes staminales. La position de *M. eglandulosum* parmi les *Pseudonaxiandra* était donc erronée. Ce n'est que grâce aux caractères foliaires que nous avons pu lui rattacher l'excellent spécimen de Capuron. Cette espèce et les deux suivantes forment un groupe distinct, caractérisé par des sclérites colomnaires, par de grosses fleurs, etc.

Matériel étudié : *Capuron SF 27742*, table basaltique d'Ambanitazana, près d'Andrapengy, pétales bleutés (fl., 11.4.1967) ; *Perrier 6483*, haute vallée du Sambirano vers 500 m, arbuste de 3 à 4 m, fl. roses (déc.) ; *6484*, Tsaratanana, cimes à lichens vers 2000 m (fr., 12.1912).

var. **bezavonense** Jac.-Fél., *var. nov.*

A varietate typica, foliis minoribus oblanceatis, differt.

Type : *Capuron SF 27546* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).



Pl. 22. — **Memecylon eglandulosum** H. Perr. : 1, rameau fleuri × 3/5 ; 2, étamine × 11. (*Capuron SF 27742*). — **M. planifolium** Jac.-Fél. : 3, rameau fleuri × 3/5 ; 4, pétale × 5,5 ; 5, étamine × 11. (*Humbert 23509*).

Les récoltes faites dans le massif de Bezavona diffèrent par leurs feuilles oblancéées de 1,5-2 × 4-5 cm ; la nervure médiane est imprimée sur les deux faces. Par ailleurs les caractères floraux sont identiques.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 27239 bis*, massif de Bezavona, entre la Fanambana et la Mananbery, rive droite de l'Andalana (stér., 13.12.1966) ; *27546*, même région, arbre de 8-10 m, feuilles très ponctuées, pétales bleu-violet (fl., 20.3.1967).

46. **Memecylon planifolium** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 22.

A M. delphinense H. Perr., *foliis crassioribus, basi apiceque rotundis, bracteis cito caducis, floribus fructibusque majoribus ; a* M. mananjebensi H. Perr., *fructibus majoribus breviore pedicellatis ; a* M. eglanduloso H. Perr., *foliis brevioribus ; cymis sessilibus, differt.*

Arbuscula ; ramulis rigidis, teretibus, ad nodos dilatatis ; internodiis 1,5-2 cm longis. Folia coriacea, crassa, supra atroviridia nitidaque ; oblongo-elliptica, 2 cm lata, 4 cm longa, interdum apice retusa ; petiolo robustissimo, 2 mm longo ; nervo mediano vix manifesto, utrinque immerso ; nervis ceteris obliteratis. Cymae solitariae geminaeve in nodis foliatis defoliatisque, sessiles, 1 cm longae, nec ramosae, 1-3 floribus. Flos in alabastro ellipsoideus, 5 mm latus, 7 mm longus ; pedicello robusto 1 mm longo ; hypanthio 4 × 4 mm, integro, pariete crasso coriaceoque ; petalis crassis, 4,5 × 5 mm, ovatis. Stamina dolabriformia ; anthera 2,5 mm longa ; thecis anticis convexisque ; connectivo obtuse conico, incurvato glandula antice mediano ; filamento 4 mm longo. Stylus 9 mm longus. Ovarium 12-ovulatum. Fructus ignotus.

TYPE : *Humbert 23509* (holo-, P).

Arbuste ; rameaux rigides, arrondis, épaissis aux nœuds ; entrenœuds de 1,5 à 2 cm. Feuilles coriaces, épaisses, planes, vert sombre et brillantes dessus, plus claires et ternes dessous, lisses, bien que les sclérites soient colomnaires ; pétiole très robuste, 2 mm ; limbe régulièrement elliptique oblong, 2 × 4 cm, parfois un peu émarginé au sommet ; nervure médiane seule visible, imprimée sur les deux faces.

Cymes solitaires ou géminées sur les nœuds feuillés et défeuillés, sessiles, longues de 1 cm, non ramifiées, 1-3-flores ; bractées caduques. Fleur relativement grosse, pédicelle robuste long de 1 mm ; bouton floral ellipsoïde, 5 × 7 mm ; hypantho-calice 4 × 4 mm, épais, coriace, marge entière ; pétales très épais, tombant apparemment en entier, 4,5 × 5 mm, ovales ; anthère dolabriforme, longue de 2,5 mm, thèques convexes, frontales ; connectif conique-obtus, incurvé par la glande antéro-médiane ; filet 4 mm ; sommet de l'ovaire épais, cicatrices des verticilles pétalaires et staminaux saillantes, cloisons peu prononcées, cruciformes ; style 9 mm ; ovaire 12-ovulé.

Fruit non connu.

Cette espèce présente des convergences avec *M. mananjebense* par la forme des feuilles et les cymes courtes, mais les affinités réelles sont avec *M. eglandulosum*.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Humbert 23509*, vallée de la Lokoho, Mt. Beondroka, N Maroambihy, vers 1600 m, « pétales bleu violacé ; vu seulement 1 ou 2 de ces jolis arbustes » (fl., 3.1949).

47. **Memecylon antseranense** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 23.

A M. eglanduloso H. Perr., *foliis minoribus angustioribusque ; floribus minoribus, differt.* *Arbuscula vel arbor, dense foliosa ; ramulis gracilibus teretibusque ; internodis 1-2 cm longis. Folia coriacea, anguste oblanceata 0,8 cm lata, 4 cm longa, basi longe cuneata, apice rotundata ; petiolo gracili, 2-3 mm longo ; nervo mediano vix manifesto, ceteris obliteratis. Cymae numerosae, in nodis foliatis defoliatisque, breviter stipitatae, umbelliformae, vel vix ramosae, 3-7 floribus ; bracteis triangularibus, 0,5 mm longis. Flos in alabastro globosus, vix apiculatus ; pedicello 2-3 mm longo ; hypanthio cupuliformi, margine calycis sinuati, tenui ; petalis cito caducis, semi-ovatis, 4 × 3,5 mm. Stamina cito caduca, dolabriformia ; anthera 2,5 mm longa ; thecis anticis ; connectivo obtuso, glandula vix incurvato ; filamento 4 mm longo. Stylus 8 mm longus. Ovarium 12-ovulatum. Fructus ignotus.*

TYPE : *Capuron SF 24690* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Petit arbre à feuillage dense ; rameaux grêles, arrondis, entrenœuds de 1 à 2 cm. Feuilles étroites, brévipétiolées, subcoriaces, opaques, vertes sur le sec, surfaces fovéolées (sclérites colomnaires), pétiole menu, de 2 à 3 mm ; limbe étroitement oblancéé, 0,8 × 4 cm, longuement cunéé à la base, arrondi au sommet ; nervure médiane seule visible, finement imprimée dessus, non saillante dessous.

Cymes axillaires et sur les nœuds défeuillés, brièvement stipitées (3 à 5 mm) et ombelliformes, ou avec quelques entrenœuds courts, 3-7-flores ; bractées triangulaires de 0,5 mm. Fleur à pédicelle de 2 à 3 mm ; bouton floral, ovo-globuleux, un peu apiculé, 3 × 4,5 mm, la corolle occupant un peu plus de la moitié de la hauteur ; hypantho-calice cupuliforme ; calice développé, 4-sinué, marge mince ; pétales très caducs, tombant vraisemblablement d'un seul bloc ; semi-ovales à semi-obovales, 4 × 3,5 mm ; étamines à chute précoce, apparemment déjà déhiscentes dans le bouton ; anthère longue de 2,5 mm ; thèques frontales, convexes, hautes de 1,2 mm ; connectif obtus, modérément incurvé par la glande un peu antérieure ; filet de 4 mm ; chambre épigyne à cloisons peu saillantes ; style de 8 mm ; ovaire 12-ovulé.

Fruit non connu.

Le spécimen *SF 9339* est défeuillé, ce qui porte à croire que l'espèce est caducifoliée.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 24690*, sud de la forêt d'Orangea, à l'E de Diégo, petit arbre de 5 à 7 m, écorce finement crevassée, pétales bleus (24.4.1966) ; *24708*, forêt de l'Analafondro, à la base du plateau de Sahafary, rive gauche du Rodo inférieur (1.5.1966) ; *SF 9339*, région de Diégo Suarez (17.3.1954).

48. **Memecylon faucherei** P. Danguy

45ᵉ Sess. Ass. Fr. Avanc. Sc., Rouen 1921 : 544 (1921) ; PERRIER, Mém. Acad. Malg. 12 : 198 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 302, *tab. 47* : 14-18 (1951).

TYPE : *Thouvenot 112* (holo-, P).

Arbre de 15 à 20 m ; rameaux flexueux, arrondis, 1 mm de diamètre. Feuilles subcoriaces, brillantes, vert foncé et lisses dessus, vert clair et finement grenues dessous, déchirure

fibreuse ; pétiole de 6 à 8 mm ; limbe lancéé, 3 × 6 cm, largement en coin à la base, progressivement acuminé au sommet, acumen obtus ; nervures transversales ± divisées, visibles dessus.

Cymes fasciculées sur les nœuds supérieurs et terminaux, longues de 1,5 cm, ± ombelliformes, bractées caduques. Fleurs à pédicelle grêle de 3 mm ; hypantho-calice de 3 × 2,5 mm, marge mince, sinuée ; corolle blanche, nettement conique-apiculée dans le bouton ; pétales triangulaires-apiculés, 3 × 4 mm, onglet court (presque hastés) ; anthère longue de 2,5 mm, thèques fronto-ventrales ; connectif un peu incurvé antérieurement par la glande ; filet 4 mm ; ovaire 18-ovulé.

Fruit globuleux à transversalement ellipsoïde, 10 mm de diamètre.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 18526*, forêt d'Ambohijanahary (fl., avr.) ; *22906*, vestige forestier près Ankarahara (fl., nov.) ; *Louvel SF 63*, forêts montagneuses de l'Est ; *1175*, Moramanga (janv.) ; *14975*, Périnet-Moramanga (fr., juill.) ; *Perrier 15952 (Louvel)*, Analamazaotra ; *Thouvenot 112 (Ramanantoavolana), ibid.* (fév.).

49. **Memecylon corymbiforme** H. Perr.

Mém. Acad. Malg. 12 : 198 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 308 (1951).

TYPE : *Perrier 3568* (holo-, P).

Arbre de 15 à 20 m ; rameaux anguleux, comprimés ; entrenœuds ± 3 cm. Feuilles coriaces, brillantes et presque lisses dessus, ternes et ridées dessous, déchirure peu fibreuse ; pétiole robuste, 1 à 2 mm ; limbe obovale à oblancéé, 2,5-3 × 4,5 cm, en coin sur le pétiole, obtus à arrondi au sommet ; médiane à peine saillante et visible dessous ; transversales peu visibles, cependant on reconnaît qu'elles sont nombreuses (10-12) et très obliques.

Cymes fasciculées à l'extrémité flabellée des tiges et de leurs rameaux anticipés ; stipe comprimé, jusqu'à 25 mm ; de deux à trois fois ramifié ; rameaux de 2 à 7 mm, chacun 1-3-flore ; bractées caduques. Fleur à pédicelle de 2 à 3,5 mm ; hypantho-calice largement campanulé, 5 × 4 mm, atténué sur le pédicelle, marge 4-dentée ; pétales et étamines non connus ; chambre épigyne avec fortes cicatrices pétalaires et cloisons peu saillantes ; style grêle de 10 mm.

Fruit mûr non connu.

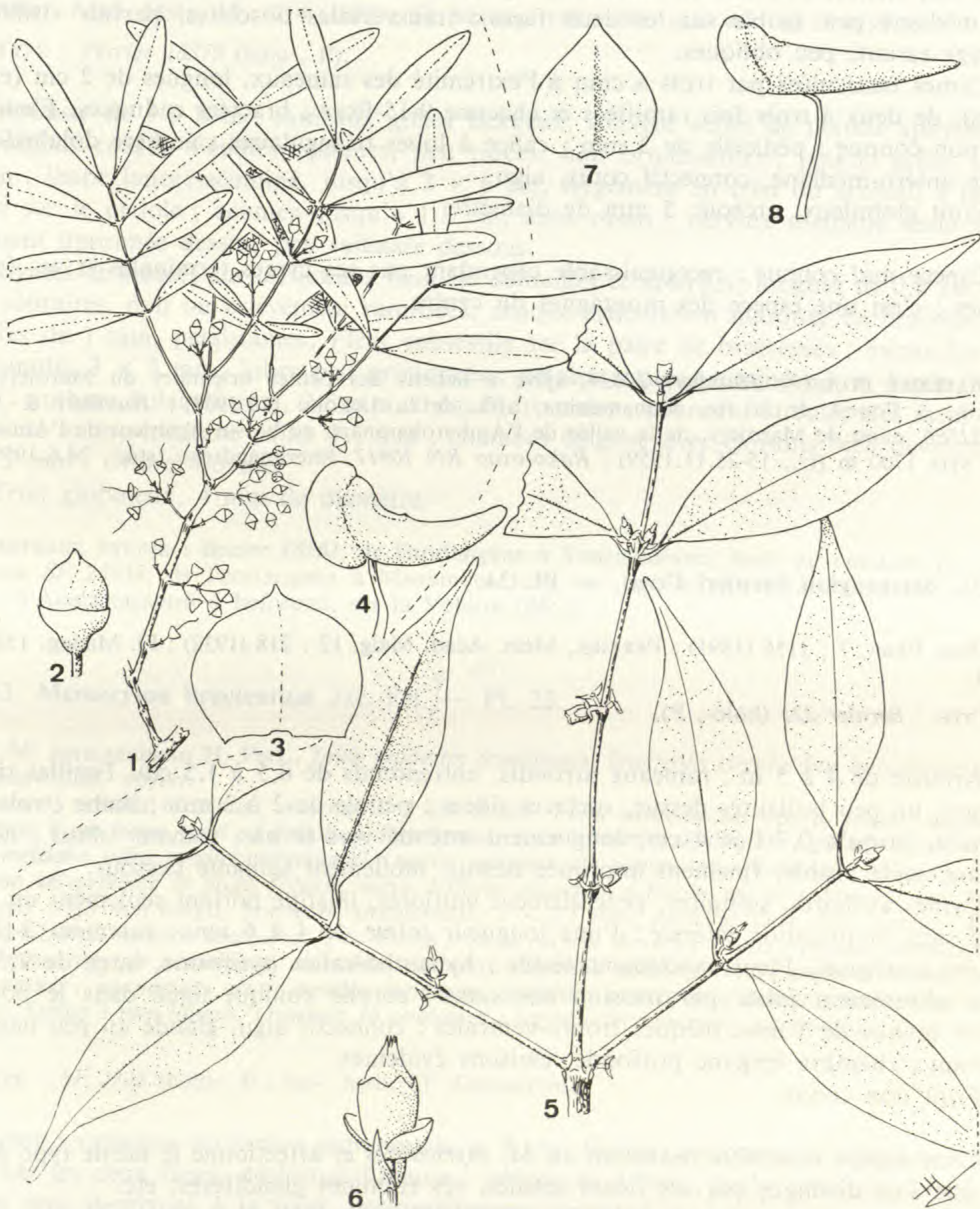
MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Perrier 3568*, Analamazaotra, vers 900 m (fl., déc.).

50. **Memecylon cotinifolioides** (H. Perr.) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Eugenia cotinifolioides* H. PERR., Mém. Inst. Sc. Madag., sér. B, 4 : 185 (1952).
— *Memecylon sp.* CAPURON, Adansonia, ser. 2, 2 (1) : 128 (1962).

TYPE : *Humbert 22634* (holo-, P).

Petit arbre touffu ; rameaux rigides, arrondis, épaissis aux nœuds ; entrenœuds de 1,5 cm. Feuilles coriaces, vert foncé dessus, jaunâtres dessous, grenues sur les deux faces



Pl. 23. — **Memecylon antseranense** Jac.-Fél. : **1**, rameaux fleuris × 3/5 ; **2**, bouton floral × 2,7 ; **3**, pétale × 5,5 ; **4**, étamine × 11. (*Capuron SF 24690*). — **M. bracteatum** Jac.-Fél. : **5**, rameaux fleuris × 3/5 ; **6**, bouton floral avec bractées et bractéoles × 2,7 ; **7**, pétale × 5,5 ; **8**, étamine × 11. (*SF. 2323*).

(sclérites colomnaires) ; pétiole robuste de 2-3 mm ; limbe obovale à obcordé, jusqu'à 2 × 3 cm, atténué à la base et cunéé sur le pétiole, sommet arrondi, parfois émarginé ; nervure médiane peu visible sur les deux faces ; transversales obsolètes, parfois visibles en éclairage rasant, peu obliques.

Cymes fasciculées par trois à cinq à l'extrémité des rameaux, longues de 2 cm (encore jeunes), de deux à trois fois ramifiées et chacune 9-15-flore ; bractées caduques. Fleur parfaite non connue ; pédicelle de 3 mm ; calice à lobes triangulaires ; anthère dolabriforme, glande antéro-médiane, connectif court, aigu.

Fruit globuleux, urcéolé, 5 mm de diamètre.

Espèce mal connue ; reconnaissable cependant par ses cymes terminales et ses feuilles grenues ; c'est une espèce des montagnes du centre.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Humbert 22634*, sylve à lichens des pentes orientales du Marojejy, vers 1600 m, à l'ouest de la riv. Manantenina, affl. de la Lokoho (12.1968) ; *Humbert & Saboureau 31786*, ouest de Marojejy, de la vallée de l'Ambatoharanana au bassin supérieur de l'Antsahaberoka, vers 1700 m (fr., 15-25.11.1959) ; *Rakotovao RN 10917*, Imerimandroso (stér., 24.6.1959).

51. **Memecylon bernieri** Cogn. — Pl. 24.

Mon. Phan. 7 : 1156 (1891) ; PERRIER, Mém. Acad. Malg. 12 : 218 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 305 (1951).

TYPE : *Bernier 221* (holo-, P).

Arbuste de 4 à 5 m ; rameaux arrondis, entrenœuds de 0,5 à 1,5 cm. Feuilles rigides, opaques, un peu brillantes dessus, surfaces ridées ; pétiole de 2 à 3 mm ; limbe étroitement oblancéé, jusqu'à 0,7-1 × 4 cm, longuement atténué vers le bas, sommet obtus ; nervure médiane seule visible, finement imprimée dessus, mollement saillante dessous.

Cymes axillaires, solitaires, généralement uniflores, le stipe portant seulement un entrenœud sans ramification latérale, d'une longueur totale de 4 à 6 mm ; rarement 3-flores ; bractées scarieuses. Fleur exactement sessile ; hypantho-calice pyriforme, large de 2,5 mm, marge obtusément lobée par incision des sinus ; corolle conique-aiguë dans le bouton ; anthère longue de 3 mm, thèques fronto-ventrales ; connectif aigu, glande un peu imprimée à l'avant ; chambre épigyne profonde, cloisons évidentes.

Fruit non connu.

Cette espèce ressemble beaucoup au *M. myricoides* et affectionne le même type d'habitat ; elle s'en distingue par ses fleurs sessiles, ses étamines glandifères, etc.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Bernier 221*, entre Soanierana et Maroantsetra, bord de la cascade de Semiang = Somiana (1834) ; *SF 2358*, Soanierana-Ivongo (27.12.1949).

52. **Memecylon peracuminatum** H. Perr.

Mém. Acad. Malg. 12 : 214 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 295, *tab. 46* : 12-16 (1951).

Type : *Perrier 18379* (holo-, P).

Arbuste de 5 à 8 m ; rameaux grêles flexueux, souvent séries de nœuds aphylles avec entrenœuds courts. Feuilles opaques, peu ridées, non brunissantes ; pétiole grêle, de 3 à 5 mm ; limbe lancéé-acuminé, jusqu'à 2 × 6 cm, largement en coin ou arrondi à la base, cunéé sur le pétiole ; acumen jusqu'à 1,5 cm, apex obtus ; nervure médiane seule visible, finement imprimée dessus, peu saillante dessous.

Cymes dispersées sur les nœuds feuillés, défeuillés et aphylles, longues de 0,8 cm ; souvent solitaires, non ou brièvement ramifiées, chaque articulation marquée de bractées triangulaires de 1 mm, persistantes. Fleur subsessile sur la paire de bractéoles ; hypantho-calice campanulé, 3 × 3 mm, lobes peu prononcés ; pétales ovales-acuminés, 3 × 4 mm, onglet court ; anthère dolabriforme, 2,5 mm, thèques frontales ; connectif subulé, très incurvé par la glande antéro-médiane ; filet 3,5 mm ; chambre épigyne avec cloisons bien développées ; style 5 mm ; ovaire 4-ovulé.

Fruit globuleux, 4 mm de diamètre.

Matériel étudié : *Bosser 18561*, de Farafangana à Vangaindrano, forêt sur cuirasse (fl., déc.) ; *Capuron SF 23939*, de Farafangana à Manombo, forêt sur latérite (fl., 8.12.1964) ; *Perrier 4644, 18379*, d'Analamazaotra à Beforona, sur la Vohitra (déc.).

53. **Memecylon bracteatum** Jac.-Fél. — Pl. 23.

A M. peracuminato H. Perr., *foliis gradatim acuminatis, bracteolis circularibus latioribusque, floribus majoribus, differt.*

Arbor ; ramulis teretibus ; internodiis 3 cm longis. Folia subcoriacea, opaca, trista ; lanceolata, 2 cm lata, 8 cm longa, basi ad petiolum decurrentia, apice gradatim acuminata ; petiolo 3 mm longo ; nervo mediano infra modice prominenti ; nervis pennatis vix conspicuis, numerosis, obliquis. Cymae solitariae vel geminae in nodis foliatis, saepe 1-florae interdum 3-florae, stipite robusto 2 mm longo ; 2 bracteis 1-1,5 mm longis, bracteolis circularibus, 2 × 2,5 mm, persistentibus. Flos sessilis ; hypanthio cupuliformi modice urceolato, 3 × 4 mm ; lobis calycis vix semi ovatis ; petalis ovato-cordatis, 3 × 3 mm, breviter acuminatis, dorsaliter carinatis. Stamina dolabriformia ; anthera 3 mm longa ; thecis anticis ; connectivo acuto modice incurvato, glandula punctiformi antica ; filamentum 2 mm longum. Stylus 3 mm longus. Ovarium 16 ovulatum ; septis interstaminibus parietalibus. Fructus ignotus.

Type : *SF 2323* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Arbre ; rameaux arrondis ; entrenœuds ± 3 cm. Feuilles subcoriaces, opaques, ternes, ridées sur les deux faces, déchirure fibreuse ; pétiole de 3 mm ; limbe lancéolé, 2 × 8 cm, atténué puis décurrent à la base, progressivement acuminé au sommet ; nervure médiane seule bien visible, finement imprimée dessus, modérément saillante dessous ; transversales parfois visibles en éclairage rasant, nombreuses, obliques.

Cymes solitaires ou géminées sur les nœuds feuillés, souvent 1-, rarement 3-flores ; stipe robuste de 2 mm ; une paire de bractées de 1 à 1,5 mm, une paire de bractéoles ovales

à circulaires, 2 × 2,5 mm, persistantes. Fleur sessile, relativement grosse, hypantho-calice cupuliforme, un peu urcéolé, 3 × 4 mm, lobes semi-ovales, peu prononcés ; pétales ovales-cordés, 3 × 3 mm, brièvement acuminés, carénés sur le dos ; étamines dolabriformes ; anthère longue de 3 mm ; thèques frontales un peu convexes ; connectif conique-aigu, peu incurvé, glande punctiforme très antérieure ; filet 2 mm ; style 3 mm ; chambre épigyne profonde à paroi épaisse ; cloisons interstaminales pariétales, peu prononcées ; ovaire 16-ovulé.

Fruit non connu.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *SF 2323*, Soanierana Ivongo (fl., 27.12.1949).

54. **Memecylon roseum** H. Perr.

Mém. Acad. Malg. 12 : 216 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 301, *tab. 47* : 8-13 (1951).

TYPE : *Perrier 4666* (holo-, P).

Arbre de 15 à 20 m ; rameaux robustes, 1 à 1,5 mm de diamètre, arrondis. Feuilles subcoriaces, brillantes, déchirure fibreuse ; pétiole de 1 à 2 mm ; limbe ovale à ovale-oblong, de 3 × 5 à 3,5 × 9 cm, base arrondie et étroitement cordée sur le pétiole, en coin au sommet ; nervures transversales presque perpendiculaires à la médiane, peu visibles ainsi que les convergentes à 1 mm de la marge.

Cymes fasciculées sur les nœuds défeuillés, subsessiles ; premiers rameaux courts, puis les suivants pouvant atteindre 1 cm, le pédicelle lui-même étant très court (0,5-1 mm) ; bractées caduques. Hypantho-calice campanulé, 4 × 3,5 mm, marge sinuée ; pétales semi-ovales ; anthères longues de 3,5 mm ; connectif brusquement incurvé par la petite glande médiane ; chambre épigyne à cloisons membraneuses ; style 9 mm ; ovaire 12-ovulé.

Fruit globuleux, 6 à 8 mm de diamètre.

Cette espèce se reconnaît bien dans le groupe par ses feuilles ± cordées.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 14605*, forêt de Balambo-Manakara (mai) ; *Perrier 4666*, forêt d'Analamazaotra (fl., fr., déc.) ; *SF 1100*, Périnet-Moramanga (janv.) ; *10540*, Maheriara Ambatondrazaka (juil.).

55. **Memecylon infuscatum** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 24.

A M. perrieri P. Danguy, *foliis oblanceatis, petalis acuminatis, glandula staminali ante connectivum, differt.*

Arbuscula vel arbor ; ramulis gracilibus, teretibusque, cito decorticatis. Folia opaca, impolita, modice utrinque granulata, in sicco brunnea ; oblanceata, 2 cm lata, 4 cm longa, basi longe cuneata, apice rotundata, interdum retusa ; petiolo 1-2 mm longo ; nervo mediano vix manifesto, cèteris obliteratis. Cymae praecipue in nodis defoliatis, solitariae vel 2-3 fasciculatae, 2-5 floribus, sessiles vel brevissime stipitatae ; bracteis squamiformibus, 0,2 mm longis, persistentibus. Flos pedicello 1 mm longo ; hypanthio campanulato, 3 × 2 mm, sinuato vel 4-dentato ; corolla in alabastro breviter apiculata ; petalis semi-ovatis apiculatisque, 2 × 2 mm, basi late rotundatis, breviter unguiculatis. Stamina dolabriformia ; anthera 1,7-2 mm longa, thecis anticis ; connectivo postice acutissimo, glandula punctiformi antice impresso. Stylus 4 mm longus. Fortasse fructus globosus, 20 × 20 mm (spec. 16632).

TYPE : *Capuron SF 22818* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Petit arbre ; rameaux grêles, arrondis, rapidement excoriés ; entrenœuds ± 2 cm. Feuilles brunissantes, opaques, finement grenues sur les deux faces ; pétiole de 1 à 2 mm ; limbe obovale à largement elliptique, jusqu'à 2,5 × 6 cm, atténué à la base et en coin sur le pétiole, arrondi au sommet, parfois un peu rétus ; nervure médiane seule visible, finement imprimée dessus, à peine saillante dessous.

Cymes sur les nœuds feuillés et défeuillés, solitaires ou fasciculées, longues de 0,7 cm, sessiles ou presque et 2-5-flores ; plusieurs paires de bractées squamiformes, persistantes, longues de 0,2 mm. Fleur à pédicelle de 1 mm ; hypantho-calice campanulé, 3 × 2 mm ; marge sinuée 4-dentée ; corolle brièvement apiculée dans le bouton ; pétales semi-ovales acuminés, 2 × 2 mm, largement arrondis à la base, onglet court ; anthère longue de 1,7-2 mm ; thèques frontales ; connectif très aigu, profondément et seulement impressionné par la glande située près des thèques ; filet de 2 mm ; style 3,5-4 mm ; chambre presque lisse.

Fruit globuleux, dissymétrique, 20 × 20 mm ; couronne calicinale mince, appliquée sur le vertex qui forme une saillie cruciforme ?

Ce n'est qu'avec réserve que nous rapportons le spécimen fructifié *SF 16639* (les fruits en sont détachés) au type florifère.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 22818*, forêt sublittorale de Tampolo N Fénérive (fl., 2.11.1963) ; *22882*, sables littoraux, env. Varingotra, W Maroantsetra (fl., 5.11.1963) ; *SF 1978*, Tamatave (j. fr., 20.6.1950) ; *13079*, Tampolo Fénérive (stér., 31.3.1955) ; *16639*, Tampolo Fénérive, forêt humide, arbre de 17 m, 8 m de fût (fr., 6.3.1957).

56. **Memecylon louvelianum** H. Perr.

Mém. Acad. Malg. 12 : 217 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 299 (1951).

TYPE : *Louvel 17* (holo-, P).

Arbuste à petit arbre de 5 à 12 (15) m ; rameaux arrondis, entrenœuds ± 2,5 cm. Feuilles subcoriaces, peu ridées, à déchirure fibreuse ; pétiole ± robuste, de 2 à 3 mm ; limbe varie de elliptique à elliptique-acuminé (cf. observations), jusqu'à 3,5 × 7,5 cm, base cunéée sur le pétiole, sommet soit arrondi, soit avec acumen de 0,5 à 1 cm ; nervure médiane finement imprimée dessus, mollement saillante dessous ; transversales souvent assez bien visibles, espacées de 3 à 5 mm, nettement obliques, connectées avec les convergentes à 1 mm de la marge.

Cymes glomérulées sur les nœuds défeuillés, longues de 1 cm, pouvant grouper une cinquantaine de fleurs par nœud ; stipe nul ou de 1 à 2 mm ; rameaux contractés, marqués par plusieurs paires de bractées squamiformes imbriquées, persistantes. Fleur à pédicelle grêle de 3 mm ; hypantho-calice campanulé, 2,5 × 2,5 mm, lobes arrondis ; pétales largement elliptiques, 2,8 × 2 mm, bien réfléchis à l'anthèse, onglet court ; anthère dolabriforme, 1,5-2,3 mm, thèques fronto-ventrales ; connectif conique-aigu, incurvé par la glande médiane occupant la moitié de la longueur ; filet 3 mm ; chambre épigyne avec cloisons bien développées ; style 6 mm ; ovaire 12-ovulé.

Fruit ellipsoïde, 12 × 16 mm ; marge de la couronne pas plus haute que le sommet saillant de l'ovaire.

Par suite d'une interversion, probablement avec *M. roseum*, PERRIER indique, dans la clé et le texte, que la feuille est cordée.

Les spécimens récoltés au nord de l'aire ont des feuilles plus épaisses, non acuminées, etc., mais les caractères fondamentaux sont bien identiques.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 8700*, massif de l'Ambohitsitondroina, vers 700 m, région d'Antongil (fl., 4.12.1953) ; *28460*, de Moramanga à Anosibé, forêt à mousses, arbuste de 3-4 m (fl., 11.1968) ; *Louvel 17*, Analamazaotra (fl., 11.1925) ; *Rakotovao RN 6153*, Tamatave-Soalala (28.3. 1954) ; *Ratovoarison RN 1243*, Analamazaotra, arbre de 8-12 m, pousse un peu partout (fl., 14.12. 1947) ; *SF 2310*, Soanierana-Ivongo (fl., 27.12.1949) ; *9386*, Ankara, Diego Suarez (fl., 11.3.1954) ; *10670, ibid.* (fr., 13.9.1954).

57. **Memecylon d'Alleizettei** H. Perr.

Not. Syst. 13 : 110 (1947) ; Fl. Madag. 153 : 309 (1951).

TYPE : *d'Alleizette 1479* (holo-, P).

Arbuste ou petit arbre ; rameaux arrondis. Feuilles subcoriaces, opaques, ternes, ridées sur les deux faces, déchirure fibreuse ; pétiole robuste, 3 mm ; limbe largement lancéé à elliptique, jusqu'à 4 × 8 cm, arrondi à la base, atténué ou obtus au sommet, apex apiculé ; nervure médiane finement imprimée dessus, peu saillante dessous ; transversales non ou peu visibles, très obliques.

Cymes axillaires, ramifiées-contractées, longues de 1,5 cm, ± 7-flores ; stipe 3 mm, rameaux 1 à 2 mm ; bractées triangulaires de 1 mm, persistantes à toutes les articulations. Fleur à pédicelle de 1 mm ; hypantho-calice urcéolé dans le bouton jeune, puis obconique, 4 × 3 mm et irrégulièrement 4-lobé par déchirure ; pétales subcirculaires, 3,5 × 3,5 mm, base épaissie et tronquée, sommet caréné et aigu ; anthère (immature ?) de 1,5 à 2 mm, thèques frontales ; connectif largement conique, modérément incurvé par la glande médiane allongée ; chambre épigyne à cloisons peu prononcées ; ovaire 8-ovulé.

Fruit non connu.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *d'Alleizette 1479 (Rotereau)*, Tamatave-Ivoloina (19.5.1907).

58. **Memecylon utericarpum** Jac.-Fél., *sp. nov.*

A M. pseudomyrtiformi H. Perr., *foliis decurrentibus ; fructibus sessilibus, uteriformibus, vertice sine pulvino, differt.*

Arbor, 8-10 m alta ; ramulis teretibus ; internodiis 3 cm longis. Folia pallide viridia, coriacea ; oblanceata, 4 cm lata, 6 cm longa, basi attenuata demum ad petiolum decurrentia, apice obtusa vel obscure acuminato ; petiolo 5 mm longo ; nervo mediano infra vix prominenti ; nervis pennatis obliteratis. Cymae solitariae vel 2-3 fasciculatae in nodis foliatis defoliatisque, 1-2 internodiis 10 mm longis ; bracteis caducis. Flos incognitus. Fructus sessilis, uteriformis, 15 × 18 mm ; calyce anguste involuto.

TYPE : *Capuron SF 27601* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Arbre de 8 à 10 m ; rameaux arrondis, entrenœuds ± 3 cm. Feuilles vert clair, coriaces, peu ridées, déchirure fibreuse ; pétiole de 5 mm ; limbe largement oblancéé, 4 × 6 cm, atté-



Pl. 24. — **Memecylon bernieri** Cogn. : 1, rameau fleuri × 3/5 ; 2, cyme × 2,7 ; 3, étamine × 11. (*SF 2358*). — **M. infuscatum** Jac.-Fél. : 4 & 5, rameau fleuri et fruit × 3/5 ; 6, cyme × 2,7 ; 7, étamine × 11. (4, 6, 7, *Capuron SF 22818* ; 5, *SF 16639*).

nué à la base et décurrent sur le pétiole, obtus à obscurément acuminé-obtus au sommet ; médiane modérément saillante dessous ; transversales peu visibles, obliques.

Cymes 1-3-fasciculées sur les nœuds feuillés et défeuillés ; de un à deux entrenœuds d'une longueur totale de 10 mm ; bractées caduques ; pédicelle nul. Fleur non connue.

Fruit ovo-tronconique, 15 × 18 mm ; calice étroit, refermé sur la chambre épigyne ; pas de bourrelet péristyle.

Se rapproche de *M. pseudomyrtiforme*, dont il se distingue par ses feuilles décurrentes sur le pétiole, par ses fruits sessiles, sans bourrelet apical. Sa localisation est différente.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 27601*, forêt d'Analamateza, au S d'Antsirabé N (25-27.3.1967).

59. **Memecylon bakeranum** Cogn.

Mon. Phan. 7 : 1154 (1891) ; GRANDIDIER, Hist. nat. Madag., Bot., *tab. 398* (1894) ; PERRIER, Mém. Acad. Malg. 12 : 217 (1932) ; Fl. Mad. 153 : 300 (1951).
— *Memecylon oleaefolium* BAKER, J. Linn. Soc., Bot. 21 : 343 (1884), *non* BLUME (1851).

TYPE : *Baron 2233* (holo-, K ; iso-, P).

Arbuste de 5 à 6 m, ou arbre jusqu'à 30 m ; rameaux grêles, arrondis. Feuilles subcoriaces, vert foncé et grenues dessus, plus pâles et presque lisses dessous ; pétiole menu, de 1 à 2 mm ; limbe oblancéé, 1,5 × 4,5 cm, ou elliptique, 2,5 × 6 cm, cunéé à la base, obtus à arrondi, parfois rétus, au sommet ; nervation fine ; transversales obliques, ± visibles dessous ; convergentes submarginales, peu ou non visibles.

Cymes stipitées et ombelliformes, solitaires ou géminées sur les nœuds feuillés et défeuillés, parfois terminales ; stipe grêle de 10 à 15 mm ; pédoncules de 2 à 3 mm, le pédicelle étant presque nul ; bractées très caduques. Hypantho-calice obconique, 3 × 3 mm, limbe sinué, corolle conique dans le bouton ; pétales triangulaires, 3 × 3 mm ; anthère longue de 3 mm ; connectif grêle, peu incurvé par une petite glande, brune, médiane ; filet de 4 à 5 mm ; style de 7 à 8 mm ; ovaire 12-ovulé.

Fruit globuleux, 7 mm de diamètre, à transversalement ellipsoïde, 10 × 9 mm.

Cette espèce est la plus répandue du plateau central (Pl. 5), donc, apparemment, la mieux adaptée. Il s'agit, peut-être, de sujets de forêts secondaires, car, considérée généralement comme arbuste, elle pourrait atteindre de 30 à 35 m, selon MORAT.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Baron 1932, 2233, 3195, 3386, 3418, 4515*, Centre, sans localités précises ; *Bosser 10015*, Itremo, sur quartzites, vers 1600 m (sept.) ; *16044*, Tsinjoarivo, vestige forestier, arbuste à fl. roses (mars) ; *Capuron SF 18738*, vallée de la Vohomahery, E de Nosivolo (août) ; *20563*, massif de l'Isalo, W de Ranohira, à l'abri des feux (déc.) ; *24813*, S de la Manandona (juin) ; *27398, 27403*, S de l'Ibity, vers 1800 m (nov.) ; *Jardin Bot. Tana. 2797*, Mononokambo, confins pays Sihanaka (18.8.1937) ; *Morat 4619*, forêt sempervirente vers 1300 m, W Tsiroanomandidy (Bongolava), arbre de 30 à 35 m (fr., juil. 1974) ; *Rakotovao RN 11887*, Manaka E (fr., mai) ; *Ramanatsoavina RN 1945, 2614*, Manaka E (mars) ; *SF 4662*, Ambatotsipihina (nov.) ; *5494*, Ambatondrazaka (juil.) ; *6016*, Ambatolampy (juil.) ; *7319*, Ambositra (avr.) ; *13765*, massif de l'Ingaro, Ambalavao (13.2.1955) ; *Thiry s.n.*, NE ? (1904).

60. **Memecylon subcuneatum** H. Perr.

Mém. Acad. Malg. 12 : 218 (1932).
— *Memecylon roboreum* auct. : PERRIER, Fl. Madag. 153 : 299 (1951), *non* NAUD.

TYPE : *Perrier 6479* (holo-, P).

Arbuste de 2 à 4 m ; rameaux obscurément 4-angulaires, puis arrondis. Feuilles coriaces, brillantes dessus, grenues dessous, sclérites filiformes ; pétiole épais, long de 2 à 4 mm ; limbe subcirculaire à largement obovale, 3-4 × 5-6 cm, en coin sur le pétiole, sommet obtus à émarginé ; nervure médiane saillante dessous ; convergentes assez bien visibles.

Cymes pauciflores, longues de 6 à 10 mm. Fleur non connue.

Fruit globuleux, 8 mm de diamètre, haut de 6 mm ; couronne calicinale peu développée ; cloisons interstaminales peu apparentes.

La synonymie proposée par PERRIER en 1951 ne peut être maintenue, car cette espèce, malgré les nervures convergentes bien marquées, ne peut être un *Lijndenia*. Elle n'a pas été retrouvée et reste mal connue.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Perrier 6479*, env. de Mananara (fr.).

61. **Memecylon vaccinioides** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 21.

Foliis obovatis ; cymis depauperatis terminalibusque differt.

Arbuscula ; ramulis rugosis, internodis ca. 1 cm longis. Folia impolita, coriacea, pallide viridia, modice utrinque granulata ; petiolo 3 mm longo ; obovata, 2-2,5 cm lata, 3-4 cm longa, basi longe cuneata, apice rotundata interdum retusa ; nervo mediano vix manifesto, ceteris obliteratis. Cymae sessiles, saepe terminales, depauperatae, 1-3-florae ; stipite internodoque 1-2 mm longis ; bracteis caducis. Flos incognitus. Fructus sessilis ; globosus, 6 mm diameter, corona calycis brevi, 4-microdentata.

TYPE : *Capuron SF 18760* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Arbuste ; rameaux rugueux, entrenœuds ± 1 cm. Feuilles ternes, coriaces, vert clair, ridées sur les deux faces (sclérites filiformes) ; pétiole de 3 mm ; limbe obovale, souvent 2 × 3 cm, jusqu'à 2,5 × 4 cm, cunéé à la base, arrondi et parfois émarginé au sommet ; nervure médiane peu visible, les autres non visibles.

Cymes sessiles, souvent terminales, contractées, 1-3-flores ; stipe et entrenœud longs de 1 à 2 mm ; bractées caduques.

Fruit sessile, globuleux, 6 mm de diamètre ; couronne peu saillante, 4-microdentée ; sommet de l'ovaire lisse.

Se distingue du *M. cotinifolioides* par ses cymes réduites et par les sclérites foliaires.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 18760*, Centre, forêt à l'ouest de Manohilahy, vers 1200 m (fr., 30.8.1958).

62. **Memecylon pseudomyrtiforme** H. Perr.

Not. Syst. 12 : 108 (1945) ; Fl. Madag. 153 : 311 (1951).

Type : *Perrier 6535* (holo-, P).

Arbuste touffu ; rameaux grêles, arrondis. Feuilles opaques, brillantes dessus, ridées sur les deux faces, déchirure fibreuse ; pétiole de 1 à 2 mm ; limbe largement ovale-lancéé, env. 3 × 6 cm, arrondi et nettement arrêté sur le pétiole, sommet obtus, parfois émarginé ; nervure médiane seule visible, peu ou non saillante dessous ; transversales peu visibles, obliques, rectilignes jusqu'à la marge.

Cymes sur les nœuds feuillés et défeuillés ; à stipe d'env. 1 mm et 3-5-ombelliflores ; bractées caduques. Fleur à pédicelle de 2 à 3 mm ; corolle conique dans le bouton ; hypanthe campanulé, 2 × 2 mm ; calice presque nul, 4-sinué (cicatrices pétalaires près de la marge) ; pétales aigus, courtement onguiculés ; anthère de 1,5 mm ; connectif épais, obtus, à glande grosse ; chambre épigyne peu profonde et lisse ; ovaire 7-8-ovulé.

Fruit globuleux, 15 × 18 mm ; couronne calicinale peu distincte, appliquée sur le bourrelet péristyle.

Matériel étudié : *Perrier 6535*, Ambongo-Boina, Soalala, bois sablonneux près de la mer (fl., fr., oct., déc.).

63. **Memecylon perrieri** P. Danguy

45e Sess. Ass. fr. Avanc. Sc., Rouen 1921 : 544 (1921) ; Perrier, Mém. Acad. Malg. 12 : 219 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 310 (1951) ; *excl. Perrier 32*.

Type : *Perrier 1048* (holo-, P).

Arbuste touffu ; rameaux grêles, arrondis. Feuilles opaques, surfaces modérément ridées ; pétiole de 1 à 3 mm ; limbe elliptique-lancéolé, 1,5 (2,5) × 4,5 (8) cm, en coin aigu sur le pétiole, en coin obtus au sommet ; nervure médiane seule bien visible ; convergentes finement marquées dessus.

Cymes généralement solitaires sur les nœuds feuillés, défeuillés et aphylles, longues de 1 cm, stipe et rameaux courts, 3-5-flores, souvent moins ; bractées caduques. Fleur à pédicelle de 1 mm ; hypantho-calice obconique, 2,5 × 2 mm, calice étroit, 4-sinué ; pétales semi-ovales, larges de 2,5 mm, charnus ; étamines à filet grêle ; anthère longue de 1,7 mm, thèques frontales ; connectif nettement incurvé par une petite glande médiane ; filet 3 mm ; chambre épigyne atteignant presque la marge du calice ; cloisons à disposition cruciforme ; style grêle, 5 mm ; ovaire 8-10-ovulé.

Fruit globuleux, 10 × 10 mm (*Pervillé 542*).

Perrier a joint au *M. perrieri*, dont le type est florifère, le spécimen *Pervillé 542*, dont le fruit est globuleux ; il a joint aussi l'échantillon *Perrier 32*, dont le fruit est nettement ellipsoïde. L'incompatibilité est évidente. Bien que Perrier ait choisi de décrire le fruit de

son n° 32, c'est ce spécimen que nous excluons de l'espèce, car il appartient très probablement à un taxon distinct (cf. espèces mal connues p. 36).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 24494, 24506*, NW, forêt de Sahafary, bassin de la Saharenena, sur sables (7.11.1966) (le premier de ces spécimens a des feuilles plus grandes et plus atténuées à la base) ; *Perrier 1048*, Belambo, rive gauche de l'Ikopa, en amont de Maevatanana (fl., mars 1903) ; *6524*, Ambongo, bois sablonneux (fl., oct. 1903) ; *Pervillé 542*, Ambongo, « arbuste de 5 pieds, croît dans les sables, fruit de la grosseur d'un gros pois, presque sphérique » (9.2.1841).

64. **Memecylon longicuspe** Baker

J. Linn. Soc., Bot. 20 : 150 (1883) ; COGNIAUX, Mon. Phan. 7 : 1170 (1891) ; PERRIER, Mém. Acad. Malg. 12 : 218 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 305 (1951).

SYNTYPES : *Baron 1288, 1301, 1962* (K ; iso-, P).

Arbuste ; rameaux grêles, 4-angulaires-ailés, tardivement excoriés ; entrenœuds ± 2 cm. Feuilles brunissantes, opaques, finement grenues sur les deux faces ; pétiole net, long de 2 mm ; limbe lancéé-acuminé, 1,8 × 5 cm, arrondi à la base et brusquement cunéé sur le pétiole, acumen ± 1 cm, apex obtus ; nervure médiane seule visible, imprimée dessus, modérément saillante dessous.

Cymes solitaires ou géminées sur les nœuds feuillés et récemment défeuillés ; ombelliformes sur un stipe grêle de 4 mm, avec bractées aciculaires de 1,5 et 1 mm, tardivement caduques. Fleur à pédicelle grêle de 2 mm ; hypantho-calice campanulé, 2,5 × 1,5 mm, marge 4-dentée ; pétales triangulaires-aigus, 1,8 × 2,8 mm, onglet large ; anthère 1,6 mm, thèques frontales ; connectif imprimé par une petite glande postéro-médiane, extrémité aiguë ; filet 3 mm.

Fruit globuleux, 8 mm de diamètre ; couronne non saillante.

Les feuilles grenues (sclérites colomnaires) se distinguent de celles, seulement ridées (sclérites filiformes), du *M. peracuminatum*.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Baron 1288, 1301, 1962*, Imérina (fl.) ; *Humbert 6280*, massif de Beampingaratra (SE), vallée de la Maloto, vers 700 m, arbuste (fl., oct.-nov. 1928) ; *Morat 10*, La Mandraka (fr., sept. 1963) ; *Rakotovao RN 7186*, Vohitsaoka-Ambalavao (fr., 22.5.1955) ; *SF 5066*, Lavakianga, Moramanga (fr., 21.6.1952).

65. **Memecylon sabulosum** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 25.

Species, foliis anguste lanceatis, floribus longe pedicellatis, distincta.

Arbuscula vel arbor ; ramulis gracilis, flexuosis, teretibusque ; internodiis 2 cm longis. Folia subsessilia, atroviridia, opaca, utrinque nitida, infra purpurascentia ; anguste lanceata, 1,2 cm lata, 4,5 cm longa, abrupte ad petiolum brevissimum cuneata, obscure obtuseque acuminata ; nervo mediano supra tenuiter imprimato, infra vix prominenti ; ceteris obliteratis. Cymae solitariae vel geminatae in nodis foliatis defoliatisque, 1,5 cm longae ; stipite 2 mm longo, 3 floribus ; bracteis squamatis, triangularibus, caducis. Flos pedicello gracili, 5 mm longo ; hypanthio campanulato, 2,5 × 2 mm, sinuato 4-microdentatoque. Petala staminaque incognita. Ovarium vertice cum septis interstaminibus manifestis. Fructus (immaturus ?) globosus, 4 mm diametro.

TYPE : *Dinard RN 1690* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Petit arbre de 8 m ; rameaux arrondis, grêles, flexueux, entrenœuds ± 2 cm. Feuilles subsessiles, opaques, vert foncé dessus, purpurascées dessous, brillantes et ridées sur les deux faces, déchirure très fibreuse ; étroitement lancéées, 1,2 × 4,5 cm ; cunéées sur le pétiole pratiquement nul, atténuées et vaguement acuminées au sommet, apex obtus ; nervure médiane finement imprimée dessus, peu saillante dessous ; autres nervures non visibles.

Cymes solitaires ou géminées sur les nœuds feuillés et défeuillés, longues de 1,5 cm, généralement ombelli-3-flores, stipe 2 mm ; bractées squamiformes triangulaires, caduques. Fleur à pédicelle grêle de 5 mm ; hypantho-calice cupulo-patellé, 2,5 × 2 mm, marge sinuée 4-microdentée ; pétales et étamines non connus ; chambre épigyne avec cloisons bien développées.

Fruit (immature) globuleux, 4 mm de diamètre.

Malgré un matériel incomplet, il est facile de reconnaître cette espèce parmi les autres *Memecylon* de la région, d'après la forme des feuilles et la longueur des pédicelles.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Dinard RN 1690*, Mandena, distr. de Fort Dauphin, sur sable (fl., 23.11.1948 ; fr., 9.12.1948) ; *SF 326 R 16*, Mandena, Fort Dauphin (stér., 3.9.1953).

66. **Memecylon crassipetiolum** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 26.

A M. delphinensi H. Perr., *foliis crassioribus, basi apiceque rotundis ; fructibus majoribus, differt.*

Arbor, ramulis robustis. Folia crassa, coriacea, elliptica, 1,5 cm lata, 3 cm longa, basi apiceque rotunda ; petiolo robustissimo, 2 mm longo ; nervo mediano utrinque immerso. Cymae sessiles, uniflorae ; bracteis cito caducis. Flos incognitus. Fructus ovoideo-urceolatus, dissymetricus, 15 × 18 mm ; apice ovari exserto rosaceo.

TYPE : *Capuron SF 22394* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Arbre de 10 à 12 m, tronc de 0,35 m de diamètre ; rameaux robustes. Feuilles épaisses, coriaces, presque lisses (sclérites filiformes) ; pétiole aussi épais (2 mm) que long ; limbe elliptique, 1,5 × 3 cm, un peu atténué vers la base, sommet arrondi ou un peu émarginé ; nervure médiane immergée sur les deux faces.

Cymes axillaires, bractées caduques. Fleur non connue.

Un seul fruit par cyme, sur pédicelle robuste de 1 à 2 mm et stipe de 2 mm ; ovoïde-urcéolé, 15 × 18 mm ; bourrelet péristyle saillant, orné par la rosace des cloisons interstaminales.

Cette espèce est manifestement alliée au *M. delphinense*. Nous l'en séparons d'après la grande différence de taille des fruits. En réalité, nous manquons de bons spécimens en fruits à maturité du *M. delphinense* et de spécimens en fleurs de la présente espèce. La feuille ressemble parfaitement à celle du *M. planifolium*, du nord de l'île, mais dont les sclérites sont colonnaires.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 22394*, Sud, pentes entre 300 et 500 m du massif Vohitsiendriana (fr.).



Pl. 25. — **Memecylon sabulosum** Jac.-Fél. : **1**, rameaux fleuris × 3/5 ; **2**, fruit (immature ?) × 2,7. (*Dinard RN 1690*). — **M. ivohibense** Jac.-Fél. : **3**, rameaux fleuris × 3/5 ; **4**, feuille (face dorsale) × 0,9 ; **5**, élément de cyme × 2,7 ; **6**, pétale × 5,5 ; **7**, étamine × 11. (*SF 1489*).

67. **Memecylon multinode** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 26.

A M. boinensi H. Perr., *foliis lanceolatis ; hypanthio fere urceolato, differt.*

Arbuscula ramosissima buxifoliata ; ramulis gracilibus, bisulcatis demum teretibus ; internodiis 0,5 cm longis. Folia coriacea, supra nitida ; lanceolata, 0,5 cm lata, 2 cm longa, basi apiceque cuneata ; petiolo gracili 2 mm longo ; nervo mediano infra vix manifesti ; nervis ceteris obliteratis ; margine anguste scleroso. Cymae parvae uniflorae axillares ; stipite 1-4 mm longo, saepe internodo 1-3 mm longo ; bracteis caducis. Flos pedicello 1-2 mm longo ; corolla in alabastro semi globosa ; hypanthio obconico, 3 × 2 mm, lobis obsoletis ; petalis dorsum crassis subcircularis 2,2 × 2,5 mm, breviter unguiculatis. Stamina dolabriformia ; anthera 1,2 mm longa ; thecis anticis ; connectivo obtuso, modice incurvato, glandula elliptica mediana ; filamento 2,5 mm longo. Stylus 7 mm longus. Fructus ellipso-globosus, 5 × 6 mm ; corona recta 1 mm alta.

TYPE : *Capuron SF 24711* (holo-, P).

Arbuste ramifié, buxifolié ; rameaux grêles, bisillonnés puis arrondis, entrenœuds ± 0,5 cm. Feuilles coriaces, opaques, brillantes dessus, ridées sur les deux faces ; pétiole grêle de 2 mm ; limbe lancéolé à elliptique, 0,5 × 2 cm, cunéé aux deux extrémités ; nervure médiane un peu visible dessous, non saillante ; marge étroitement scléreuse.

Inflorescences discrètes, axillaires, 1-flores ; stipe de 1 à 4 mm, souvent avec un entrenœud de 1 à 3 mm. Fleur à pédicelle de 1 à 2 mm ; bouton floral ellipso-globuleux, corolle non aiguë ; hypantho-calice obconique, 3 × 2 mm, lobes peu prononcés ; pétales épais sur le dos, subcirculaires, 2,2 × 2,5 mm, onglet court ; anthère 1,2 mm, thèques frontales ; connectif obtus, modérément incurvé par la glande médiane elliptique ; filet 2,5 mm ; chambre épigyne profonde, cloisons cruciformes, formant quatre logettes périphériques ; style 7 mm.

Fruit ellipso-globuleux, 5 × 6 mm ; couronne dressée de 1,5 mm.

Cette espèce se distingue, dans la série du *M. boinense*, par son hypantho-calice un peu urcéolé. Elle se rapproche, par ses petites feuilles lancéolées, des spécimens *Ursch 74* et *Ramanonjisoa RN 1866* du *M. boinense*.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 24711*, forêt d'Analafondro, base du plateau de Sahafary, rive gauche du Rodo inférieur (1.5.1966).

68. **Memecylon ivohibense** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 25.

A M. mandrarensi H. Perr., *foliis granulatissimis ; floribus pedicellatis, differt.*

Arbuscula ; ramulis gracilibus, 4-angularibusque, demum teretibus ; internodis 1 cm longis. Folia parva, impolita, utrinque valde granulata ; anguste lanceolata, 0,6 cm lata, 3 cm longa, raro obscure acuminata ; petiolo gracili, 2 mm longo ; nervo mediano vix manifesto ; nervis pennatis obsoletis, paucis, cum convergentibus ad marginem connatis. Cymae solitariae fasciculataeve in nodis foliatis, 1 cm longae ; stipite 1-3 mm longo, vel breviter ramosae, 3-5 floribus ; bracteis squamiformibus caducisque. Flos pedicello gracili, 1-2 mm longo ; corolla in alabastro acute conica ; hypanthio obconico, sinuato vel 4-microdentato ; petalis acute triangularibus, 1,8 × 3 mm, ungue crasso 1 × 0,5 mm. Stamina dolabriformia ; anthera 1 mm longa ; thecis anticis ; connecto brevi, ab glandula antice mediana incurvato, postice acuto ; filamento 3 mm longo. Stylus 6 mm longus. Fructus ignotus.

TYPE : *SF 1489* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Arbuste ; rameaux grêles, 4-angulaires puis arrondis, entrenœuds ± 1 cm. Feuilles petites, ternes, opaques, grenues sur les deux faces ; pétiole grêle, long de 2 mm ; limbe étroitement lancéolé, 0,6 × 3 cm, en coin aux deux extrémités, parfois obscurément acuminé ; nervure médiane seule visible, finement imprimée dessus, modérément saillante dessous ; parfois les transversales un peu visibles, peu nombreuses, coarquées avec les convergentes à la limite de la marge scléreuse.

Cymes solitaires ou fasciculées sur les nœuds feuillés ; longues de 1 cm, à stipe de 1 à 3 mm ; non ou brièvement ramifiées, 3-5-flores ; bractées squamiformes caduques. Fleur à pédicelle grêle de 1 à 2 mm ; bouton floral 2 × 3 mm, corolle conique-aiguë ; hypantho-calice obconique, marge sinuée à 4-microdentée ; pétales à limbe triangulaire aigu, 1,8 × 3 mm, onglet épais, 1 × 0,5 mm ; anthère dolabriforme, longue de 1 mm, thèques frontales ; connectif trapu, incurvé par la glande antéro-médiane, extrémité aiguë ; filet 3 mm ; chambre épigyne avec cloisons membraneuses ; style 6 mm.

Fruit non connu.

Matériel étudié : *SF 1489*, vallée de l'Iantara, Ivohibé-Farafangana, arbuste de 15 m (fl., 11.11. 1950).

69. **Memecylon auratifolium** H. Perr.

Not. Syst. 12 : 108 (1946) ; Fl. Madag. 153 : 312 (1951).

Type : *Humbert 19102* (holo-, P).

Petit arbre touffu ; rameaux très grêles, arrondis ; entrenœuds ± 1 cm. Feuilles jaune verdâtre, subcoriaces, surfaces ridées, surtout dessous, nettement pétiolées ; pétiole grêle, de 3 à 4 mm ; limbe lancéé-acuminé, 1 × 3 cm, arrondi ou largement en coin à la base, acumen obtus ; nervure médiane seule visible dessous.

Cymes menues, solitaires ou fasciculées sur les nœuds feuillés, ou terminales, longues de 0,5 à 0,7 cm, souvent réduites à une seule fleur ; bractées caduques. Fleur à pédicelle de 0,5 à 1 mm ; hypantho-calice obconique, 2,5 × 1,5 mm, médiocrement 4-lobé ; pétales triangulaires-aigus, 2,8 × 2,5 mm, base tronquée, mais onglet court distinct ; étamines grêles ; connectif subulé, long de 2,5 mm, incurvé par la glande un peu antérieure, thèques courtes, frontales ; filet 3 mm ; chambre épigyne avec cloisons cruciformes ; style grêle de 6 mm ; ovaire 8-ovulé.

Fruit non connu.

Cette espèce est proche du *M. ankarense* ; elle s'en distingue par ses feuilles plus nettement pétiolées et atténuées en acumen obtus ; par ses fleurs plus petites.

Matériel étudié : *Humbert 19102*, plateaux calcaires de l'Analamera, prov. de Diégo Suarez, pétales bleu lilacé (1.1938).

70. **Memecylon tsaratananense** (H. Perr.) Jac.-Fél., *stat. nov.*

— *Memecylon eglandulosum* H. Perr. var. *tsaratananense* H. Perr., Mém. Acad. Malg. 12 : 209 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 281 (1951).

Type : *Perrier 15345* (holo-, P).

Arbuste ou petit arbre de 4 à 8 m ; rameaux arrondis ; entrenœuds ± 1 cm. Feuilles brunissantes, opaques, ternes, coriaces, grenues sur les deux faces, sclérites colomnaires ; subsessiles ; limbe subcirculaire, 3 × 3,5 cm, largement arrondi à la base et un peu cordé sur le pétiole, arrondi à émarginé au sommet ; nervure médiane seule visible, immergée sur les deux faces. Fleur non connue.

Fruit globuleux, 18 × 20 mm ; stylopode saillant ; couronne calicinale peu prononcée, subentière, quadrangulaire.

La feuille est trop différente de celle du *M. eglandulosum* pour que l'on puisse considérer cette plante orophile comme en étant une variété. Hormis le fait que le type de sclérites est identique, on ne peut assurer que les affinités sont étroites entre ces deux espèces.

Matériel étudié : *Perrier 15345*, Mt. Tsaratanana, sylve à lichens vers 2000 m (fr., 1.1923).

71. **Memecylon ankarense** H. Perr.

Mém. Acad. Malg. 12 : 221 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 313 (1951).

Type : *Perrier 1191* (holo-, P).

Arbuste de 4 à 5 m ; rameaux grêles, 0,5 mm de diamètre, bisillonnés puis arrondis. Feuilles opaques, coriaces, modérément ridées ; pétiole de 1 à 2 mm ; limbe elliptique à lancéé, 1,5 × 3,5 cm, sommet obtus ; nervure médiane elle-même peu visible.

Cymes médiocres, 1-5-flores, terminales et sur les nœuds sommitaux, stipe de 2 à 4 mm ; ramifications contractées à nulles ; bractées triangulaires de 1,5 mm, caduques. Fleur à pédicelle de 0,5 à 1 mm ; hypantho-calice obconique, 3 × 2 mm, marge sinuée ; corolle conique dans le bouton ; pétales épais, elliptiques-onguiculés, 3 × 3,5 mm ; anthère de 2 mm, thèques frontales ; connectif très incurvé par la glande médiane ; filet 5 à 7 mm ; chambre épigyne à cloisons peu développées ; style de 8 mm ; ovaire 8-12-ovulé.

Fruit globuleux, 15 mm de diamètre (un seul exemplaire en mauvais état du spécimen *Perrier 1191*).

Cette espèce ne se distingue guère de *M. boinense* que par la forme et la dimension des feuilles. Les cinq provenances s'étendent de l'Ankara N à Morondava et sont donc très disjointes, mais, semble-t-il, toujours sur le même type de substrats calcaires et rocailleux.

Matériel étudié : *Abraham 14*, forêt sèche à 50 km N de Morondava (stér., 1.4.1974) ; *Capuron SF 24558*, Ankarana N, calcaires d'Ambondromifehy (fl., 5.11.1966) ; *Harmelin RN 10200*, Antsalova (fl., 11.1.1959) ; *Humbert & Cours 32555*, plateaux calcaires de l'Ankarana N (fr. immature, un peu ellipsoïde, janv.-fév. 1960) ; *Perrier 1191*, causse d'Ankara W, entre Betsiboka et Mahavavy (fl., fr., 1.1901).

72. **Memecylon isaloense** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 26.

A M. boinensi H. Perr., *caule multo elatiore ; foliis lanceatis ; fructibus maximis, differt.*

Arbor 12-15 m alta ; ramulis gracilibus 4-angularibus, prompter teretibus ; internodiis 0,5-1 cm longis, nodis dilatatis. Folia coriacea, supra nitida, lanceata, 1 cm lata, 2 cm longa, basi rotundata apice obtusa ; petiolo robusto, 1 mm longo ; nervo mediano vix manifesto, utrinque impresso ; nervis ceteris obliteratis. Cymae axillares, apparenter uniflorae ; stipite 5 mm longo, internodo pedicelloque 1-2 mm longis. Flos perfectus ignotus ; petalis hastatis, 2 × 3,5 mm, ungue lato. Stamina dolabriformia ; anthera 1,5 mm longa ; thecis antice ventralis ; connectivo acute conico, manifeste incurvato glandula mediano ; filamento 5 mm longo. Fructus globosus ellipsoideusve, 10 × 10 mm, versus apicem ad coronam attenuatus ; lobis involutis ; vertice ovari prominenti ; basi stylum persistenti, sine septis interstaminibus.

TYPE : *Humbert, Bégué & Capuron 29652* (holo-, P).

Arbre buxifolié, haut de 12 à 15 m, tronc ± 20 cm de diamètre ; rameaux grêles, d'abord 4-angulaires puis rapidement arrondis ; entrenœuds de 0,5 à 1 cm ; nœuds épaissis par les cicatrices pétiolaires. Feuilles coriaces, lisses et brillantes dessus, ternes et ridées dessous ; pétiole robuste, long de 1 mm ; limbe lancéé, 1 × 2 cm, arrondi à la base, obtus au sommet ; nervure médiane seule visible, imprimée sur les deux faces.

Cymes axillaires, probablement réduites à une seule fleur ; stipe de 5 mm, un entrenœud court et pédicelle de 1 à 2 mm. Fleur parfaite non connue ; pétales hastés, 2 × 3,5 mm, onglet large ; anthère dolabriforme, longue de 1,5 mm ; thèques fronto-ventrales ; connectif conique-aigu, nettement incurvé par la glande médiane ; filet 5 mm.

Fruit globuleux à ellipsoïde, 10 × 10 mm, sommet progressivement raccordé à la couronne lobée, lobes courts, infléchis ; sommet de l'ovaire saillant dans la chambre épigyne, base du style persistante, pas de traces de cloisons.

Cette espèce arborescente se distingue du *M. boinense*, tout d'abord par sa taille, puis par la forme de ses feuilles et son fruit plus gros.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 11933*, forêt de Zombitsy, confins des bassins du Fiherenana et de l'Onilahy, vers 700 m (26-29.3.1955) ; *Humbert, Bégué & Capuron 29652, ibid.*

73. **Memecylon buxifolium** Blume

Mus. Bot. 1 : 363 (1851) ; TRIANA, Trans. Linn. Soc. 28 : 156 (1871) ; COGNIAUX, Mon. Phan. 7 : 1167 (1891) ; PERRIER, Mém. Acad. Malg. 12 : 215 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 309 (1951). — *Memecylon dumosum* NAUD., Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 3, 18 : 220 (1852) ; TRIANA, *l.c.* : 156 (1871), *nom. illeg.* (même type que *M. buxifolium*).

TYPE : *Pervillé s.n.* (holo-, L ; iso-, P).

Arbrisseau de 1 m ; rameaux grêles, souples, 4-angulaires puis arrondis, entenœuds de 1 à 1,5 cm. Feuilles brunissantes, opaques, grenues surtout dessus, subsessiles, elliptiques, 1,3 × 2,5 cm, largement en coin à la base, mais décurrentes sur le pétiole, obtuses au sommet, ou vaguement acuminées obtuses ; nervure médiane seule un peu visible dessous.

Cymes solitaires sur les nœuds feuillés, longues de 1,5 cm, rarement ramifiées, 1-3-

flores, stipe et entrenœuds grêles, longs de 4 à 6 mm ; bractées caduques. Fleur à pédicelle grêle de 2 mm ; hypantho-calice campanulé, 2,5 × 2 mm, marge mince, 4-émarginée entre les lobes peu développés ; pétales triangulaires, non onguiculés ; anthère 1,2 mm, thèques frontales ; connectif obtus, imprimé par la glande médiane ; cloisons épigynes réunies par paire en une petite logette périphérique, reliée au centre par une ligne simple ; style 7 mm.

Fruit ellipsoïde, 5 × 8 mm ; couronne évasée, haute de 1 mm.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Boivin s.n.*, Nossibé, bord de la mer à Ampombilava (fl., fr., fév.-mars 1851) ; *Pervillé 344*, Nossibé, arbrisseau de 3 pieds, au bord de la mer (4.11.1840) ; *s.n.* (L).

74. **Memecylon boinense** H. Perr.

Mém. Acad. Malg. 12 : 220 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 311, *tab. 48* : 5-9 (1951).

TYPE : *Perrier 1165* (holo-, P).

Arbuste, jusqu'à 6 m ; rameaux grêles, 4-angulaires puis rapidement arrondis, grisâtres ; entrenœuds ± 1 cm. Feuilles opaques, brillantes et presque lisses dessus, ternes et ridées dessous ; pétiole de 1 à 2 mm ; limbe de dimensions et formes variables : circulaire, cordiforme, ovale, obovale à elliptique, parfois échancré, jamais acuminé, 0,7-1,5 × 1,5-3 cm ; nervure médiane un peu imprimée sur les deux faces.

Cymes diversement terminales, axillaires et sur les nœuds défeuillés ; solitaires ou géminées, longues de 0,7 cm, stipe ± 2 mm, souvent non ramifiées et 3-flores ; bractées caduques. Fleur à pédicelle de 0,5 à 2 mm ; hypantho-calice cupulo-patellé, 3,5 × 2,5 mm, marge obscurément lobée ; pétales rhombo-elliptiques, 1,7 × 2,5, progressivement réduits en onglet sur le tiers inférieur ; anthère courte, 1,2 mm, thèques frontales ; connectif brusquement conique, très incurvé par la glande elliptique ; filet 3,5 mm, chambre épigyne presque lisse ; style 6 mm ; ovaire 8-12-ovulé.

Fruit globuleux, jusqu'à 8 × 10 mm ; couronne un peu étalée, sinuée, marge mince.

Cette espèce xérophile est proche du *M. ankarense* par ses organes floraux. Surtout récoltée dans la région de Boina, nous lui avons attribué les spécimens du sud, dont les feuilles sont plus nettement cordiformes.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 22152*, région de Morondava, forêt de Bevona, sur sables, env. 20 km NNE de Mahabo (fl., 4.12.1962) ; *24217*, Ambongo, S du cap Tanjona (fl., 19.11.1965) ; *Cours 5054*, région d'Ihosy, N de l'Isalo, vers 800 m (fr., 30.1.1955) ; *Humbert 2032*, dunes de Majunga (fr., 7.1924) ; *4068*, dunes de Majunga (fl., 12.1924) ; *19372, 19375*, bassin de la Malio, versant W de l'Isalo, vers 450 m (fl., 11.1946) ; *Perrier 1165*, Ankirihitra (fl., 12.1900) ; *13457, 15941*, dunes de Majunga (fl., fr., 1.1921) ; *Poisson 64*, dunes de Majunga ; *Ramamonjisoa RN 1866*, Ambato-Boina, Bevazaka, forêt sur sol sablonneux, feuilles elliptiques (fl., 12.2.1949) ; *SF 10404*, Ananalava (fr., 8.8.1954) ; *Ursch 74*, Boina, feuilles petites, elliptiques (fr.).

75. **Memecylon coursianum** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 26.

A M. boinensi H. Perr., *foliis cordiformibus, cymis sessilibus, calyce patenti, petalis subhastatis, differt.*

Arbuscula 1 m alta buxifolia ; ramulis rigidis teretibusque, ad nodos dilatatis ; internodiis 1,5 cm



Pl. 26. — **Memecylon crassipetiolum** Jac.-Fél. : **1**, rameaux fructifères × 3/5 ; **2**, détail de l'apex du fruit × 2,7. (*Capuron SF 22394*). — **M. multinode** Jac.-Fél. : **3**, rameaux fructifères × 3/5 ; **4** & **5**, hypanthe et pétale × 5,5 ; **6**, étamine × 11 ; **7**, fruit × 2,7. (*Capuron SF 24711*). — **M. isaloense** Jac.-Fél. : **8**, rameaux fructifères × 3/5 ; **9**, détail de l'apex du fruit × 2,7. (*Humbert 29652*). — **M. coursianum** Jac.-Fél. : **10** & **11**, rameaux fructifères et fruit × 3/5 ; **12**, cyme × 2,7 ; **13**, pétale × 5,5 ; **14**, étamine × 11. (10, 12, 13, 14, *Cours 5046* ; 11, *Capuron SF 18584*).

longis. Folia coriacea, cordiformia, 2 × 2 cm ; petiolo robusto 2 mm longo ; nervis immersis obliteratis. Cymae solitariae 1-3 floribus, vel glomeratae 9-12 floribus, subsessiles in nodis defoliatis ; bracteis squamiformibus persistentibusque. Flos pedicello robusto 1 mm longo ; hypanthio cupuliformi ; calyce patenti integro ; petalis subhastatis, 3 × 3 mm, ungue crasso 1 × 0,7 mm. Stamina dolabriformia ; anthera 1,6 mm longa ; thecis antico ventralibus ; connectivo gracili, incurvato ad antice glandulam, postice sigmoideo subulatoque ; filamento 5 mm longo. Stylus 6 mm longus. Fructus globosus, 6-7 mm diametro.

TYPE : *Cours 5046* (holo-, P).

Arbrisseau de 1 m, buxifolié ; rameaux rigides, arrondis, à écorce crevassée, nœuds épais, entrenœuds de 1,5 cm. Feuilles coriaces, opaques, ridées sur les deux faces ; pétiole robuste, long de 2 mm ; limbe cordiforme, 2 × 2 cm, ou un peu plus long que large ; nervure médiane à peine visible, non saillante.

Cymes subsessiles, longues de 1 cm, sur les nœuds défeuillés, ombelliformes, solitaires et 1-3-flores, ou glomérulées et 9-12-flores ; bractées squamiformes persistantes. Fleur à pédicelle robuste de 1 mm ; hypantho-calice cupulo-patellé, 3 × 2 mm, marge entière à sinuée ; pétales subhastés, 3 × 3 mm, limbe semi-ovale triangulaire, onglet épais, 1 × 0,7 mm ; anthère 1,6 mm, thèques fronto-ventrales ; connectif grêle, nettement incurvé par la glande antéro-médiane, extrémité sigmoïde et subulée ; filet 5 mm ; chambre épigyne sans cloisons ; style 6 mm.

Fruit globuleux, 6-7 mm de diamètre.

Se distingue des autres espèces buxifoliées par ses fleurs glomérulées sur les rameaux défeuillés.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 18584*, massif gréseux de l'Isalo, NW Ranohira (fr., 18.6.1958) ; *Cours 5046*, Ranohira, entre Tametsoa et Sahanafo, N de l'Isalo, de 700 à 1100 m (fl., 30.1.1955).

SPÉCIMENS INCERTAINS : *SF 123, 141*, massif de l'Isalo, Ihosy (15.7.1954) ; échantillons stériles.

76. **Memecylon delphinense** H. Perr.

Not. Syst. 12 : 112 (1945) ; Fl. Madag. 153 : 286, *tab. 44* : 14-20 (1951).
— *Memecylon sphaerocarpum* auct. *non* DC., *tant. Scott Elliot 2975 :* COGNIAUX, Mon. Phan. 7 : 1167 (1891) ; PERRIER, Mém. Acad. Malg. 12 : 215 (1932).

LECTOTYPE (choisi ici) : *Decary 10853* (P).

Arbuste touffu de 2 à 3 m ; rameaux grêles, 4-angulaires puis arrondis, nœuds épais ; entrenœuds ± 0,5-1 cm. Feuilles minces, opaques, vert clair, ridées sur les deux faces, déchirure fibreuse ; pétiole 1 mm ; limbe elliptique, un peu plus atténué à la base, sommet arrondi, 1,5 × 2,5 cm ; médiane non saillante ; env. 5 transversales ± visibles par transparence, ainsi que les convergentes.

Cymes subsessiles sur les nœuds feuillés, parfois terminales, d'une longueur totale de 0,5 à 0,7 cm, à stipe grêle de 2 mm, avec une paire de bractées de 1 mm et de un à trois rameaux de 1,5 mm portant chacun une fleur sessile sur la paire de bractéoles de 1 mm. Hypantho-calice campanulé, 3 × 3 mm ; lobes arrondis à marge mince et marces-

cente (lobes imbriqués sur les fl. jeunes) ; corolle conique-apiculée ; pétales ovales-triangulaires, finement apiculés, brièvement onguiculés, 3 × 3 mm ; anthère de 2,5 mm ; connectif incurvé par la glande antéro-médiane, aigu à son extrémité ; filet 3 mm ; chambre épigyne à cloisons membraneuses saillantes, disposées en croix et déterminant quatre logettes plus profondes ; style 6 mm.

Fruit globuleux, 5 × 5 mm (immature ?) ; couronne entière.

Nous considérons que *M. delphinense, M. mandrarense* et *M. minimifolium* sont trois bonnes espèces d'une même série.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 20515*, forêt de Vinanibe, sur sables (fl., 10.12.1961) ; *27896*, Vinanibe (fl., 15.11.1967) ; *28597*, colline gneissique, NE d'Italy (fl., 15.12.1968) ; *28626*, Vinanibe (fl., 7.12.1968) ; *Cremers 10849*, galerie forestière de Tsihajehy (fl., 8.12.1974) ; *Decary 10849, 10853*, dunes env. Fort Dauphin, buisson à fl. blanches (20 et 23.10.1932) ; *Humbert 20794*, forêt de Vinanibe (fr., 2.4.1947) ; *Scott Elliot 2975*, env. de Fort Dauphin (fl., juin, juil.).

77. **Memecylon mandrarense** H. Perr.

Not. Syst. 12 : 109 (1945) ; Fl. Madag. 153 : 296, *tab. 47* : 1-7 (1951).

TYPE : *Humbert 13818* (holo-, P).

Arbrisseau de 2 m, touffu, buxifolié ; rameaux très grêles, derniers entrenœuds filiformes, arrondis, entrenœuds de 1 cm. Feuilles subcoriaces, opaques, brillantes dessus, modérément ridées sur les deux faces ; pétiole 1 mm ; limbe elliptique, 0,7 × 1,2 cm, arrondi aux deux extrémités, un peu cunéé sur le pétiole ; nervure médiane non saillante ; convergentes parfois un peu visibles, marges étroitement sclèreuses.

Cymes ténues, axillaires, souvent 1-flores ; stipe et entrenœuds de 1 à 2 mm ; bractées squamiformes, bractéoles de 0,5 mm, tardivement caduques. Fleur subsessile mais pédicelle précis ; corolle aiguë dans le bouton ; hypantho-calice campanulé, 2,5 × 2 mm, lobes largement triangulaires ; pétales ovales-acuminés, 2,5 × 2,5 mm, onglet court ; anthère dolabriforme, 2,5 mm, thèques frontales ; connectif aigu, incurvé par la glande antéro-médiane ; filet 3,5 mm ; chambre épigyne à cloisons cruciformes peu développées ; style 6 mm ; ovaire 6-8-ovulé.

Fruit globuleux, 5 mm de diamètre (immature ?) ; couronne 4-lobée.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Humbert 13818*, affluent gauche du Mandraré, pentes occidentales d'Elakelaka, vers 850 m (fl., fr., janv.-fév. 1934).

78. **Memecylon minimifolium** H. Perr.

Mém. Acad. Malg. 12 : 211 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 308 (1951).

TYPE : *Perrier 3568* (holo-, P).

Arbrisseau de 0,50 à 1 m, à feuillage dense et persistant ; rameaux très grêles, 4-angulaires puis arrondis, entrenœuds de 0,3 à 0,5 cm. Feuilles coriaces, opaques, ridées

dessus, presque lisses dessous ; pétiole grêle, long de 1,5 mm, bien dégagé du limbe qui est largement ovale à elliptique, presque circulaire, 0,4 × 0,6 cm ; nervation non visible ; marges finement scléreuses.

Cymes dispersées sur les nœuds feuillés, parfois terminales, 1-3-flores, stipe de 1 à 2 mm ; fleur elle-même sessile ; deux bractéoles aciculaires de 1 mm, caduques. Fleur complète non connue ; hypantho-calice haut de 2 mm, dont la moitié pour la chambre épigyne, marge sinuée, cloisons nulles ; style 6 mm ; anthère longue de 2 mm, thèques fronto-ventrales ; connectif aigu, glande médiane ; filet 4 mm.

Fruit globuleux-urcéolé, 5 mm de diamètre, surmonté par la couronne évasée, haute de 1 mm, presque aussi haute que l'ovaire.

Matériel étudié : *Capuron SF 24567*, Centre : Tampoketsa, entre l'Ikopa et la Betsiboka, NE d'Ankazobe, berges de l'Andranofeno S, vers 1400 m (j. fr., 27.11.1966) ; *Perrier 3568, ibid.*, bois des pentes occidentales, vers 1500 m (fr., avr.).

Espèce exclue de la flore malgache

Memecylon myrtiforme Naud., Ann. Sci. nat. Bot., sér. 3, 18 : 270 (1852) ; Perrier, Fl. Madag. 153 : 280 (1951).

Espèce de la section *Pseudonaxiandra* récoltée à Maurice par Du Petit Thouars.

Spécimens non identifiés ni décrits

Nous citons quelques récoltes, manifestement intéressantes, mais que l'on ne peut classer, ni décrire, par manque d'organes floraux.

1. **Memecylon sp.** = *M. perrieri* auct. *non* Danguy, Fl. Madag. 153 : 310 (1951) : *Perrier 32*, Ambodiroka, chutes de l'Ikopa, près Maevatanana (fr., 9.1896). Par son fruit nettement ellipsoïde, cette plante ne peut être rapportée au *M. perrieri*. Est à rechercher.

2. **Memecylon sp.** : *Perrier 18418*, Ambatovola, SW de Moramanga (fr., 1.1928) ; *RN 9005*, district de Sambava (fr., 16.6.1957). Non cité dans la Flore, erronément identifié comme *M. bakeranum* sur herbier par Perrier. Probablement apparenté à *M. myricoides*.

3. **Memecylon sp.** : *SF 23813*, forêt de Sahavolamena, S Soanierana-Ivongo (fr., 17.11.1964). Remarquable par ses feuilles subtrinerviées rappelant celles de certains *Lijndenia*, mais est bien un *Memecylon* à rechercher.

4. **Memecylon sp.** : *SF 28110*, forêt de Sahavolamena sur latérites (fr., 21.12.1967). Rameaux nettement ailés ; grandes feuilles 5,5 × 19 cm ; fruits sur rameaux défeuillés. A rechercher.

5. **Memecylon sp.** : *SF 17940*, Analamazaotra, vers 800 m (jeunes fr., 4.4.1958). Se rapproche du *M. corymbiforme*, mais sclérites mésophylliennes colomnaires.

2. **LIJNDENIA** Zoll. & Moritzi

In MORITZI, Syst. Verzeich. Zoll. auf Java : 10 (1846) ; BREMER, Nord. J. Bot. 2 : 122 (1982).
— *Memecylon* L. sect. *Lyndenia* (ZOLL. & MOR.) COGNIAUX *in* BOERLAGE, Hand. Kenn. Fl. Nederl. Ind. 1 : 538 (1890) ; Mon. Phan. 7 : 1172 (1891).
— *Memecylon* auct. : PERRIER, Fl. Madag. 153 : passim (1951), *tant. M. melastomoides, M. danguyanum, M. roboreum, M. lutescens.*
— *Spathandra* GUILL. & PERR. sect. *Biovulata* JAC.-FÉL., Adansonia, ser. 2, 18 : 225 (1978).

ESPÈCE-TYPE : *L. laurina* Zoll. & Mor., Java.

Feuilles grenues, ou presque lisses (sclérites ramiformes, ou sphéroïdes, localisées dans le plan médian) ; nervures convergentes ± visibles et ± marginales, régulièrement curvilignes, ou coarquées avec les transversales.

Cymes ± stipitées, toujours ombelliformes ; bractéoles connées par paires et entre elles en un capitule compact, ± charnu, portant les fleurs pédicellées ; lobes du calice ± distincts, non imbriqués. Étamines dolabriformes, avec (toutes les espèces malgaches) ou sans glande, parfois légère différence de taille entre les deux verticilles. Ovaire 2-12-ovulé. Fruit globuleux, moins de 10 mm de diamètre. Embryon courbe, à hypocotyle moyen ; cotylédons foliacés, égaux, régulièrement involutés puis révolutés ; germination épigée.

Genre de l'Ancien Monde, homogène et bien représenté à Madagascar par six espèces, toutes de la côte Est.

CLÉ DES ESPÈCES

1. Rameaux jeunes 4-angulaires ailés. Feuilles elliptiques lancéolées, jusqu'à 4 × 14 cm, en coin jusqu'à la base sur le pétiole aplati ; nervures principales saillantes en dessous ; cymes fasciculées sur les nœuds épaissis (polycarpiques) du vieux bois........................ 1. *L. melastomoides*
1'. Rameaux arrondis.
  2. Feuilles obovales, arrondies à rétuses au sommet.
    3. Feuilles à surface grenue, longuement atténuées à la base ; nervures convergentes bien visibles à 5 mm de la marge dans la partie moyenne ; cymes principalement sur les nœuds défeuillés ; calice sinué ; couronne du fruit tronquée.................................. 2. *L. danguyana*
    3'. Feuilles épaisses à surface presque lisse, largement en coin à la base ; nervures convergentes peu visibles, submarginales ; cymes principalement sur les nœuds feuillés ; lobes du calice triangulaires ; couronne du fruit 4-lobée.................................. 3. *L. roborea*
  2'. Feuilles elliptiques, aiguës ou acuminées au sommet.
    4. Feuilles environ 3 × 8 cm ; cymes sommitales ou terminales, solitaires ou géminées ; stipe long de 1,5 à 2 cm ; feuilles vert jaunâtre.................................. 4. *L. terminalis*
    4'. Feuilles environ 2 × 6 cm ; cymes fasciculées sur les nœuds défeuillés ou sur le tronc.
      5. Cymes exclusivement sur le tronc, longues de 2,5 cm ; feuilles lancéolées, progressivement acuminées, vert jaunâtre sur le sec ; convergentes bien apparentes....... 5. *L. ramiflora*
      5'. Cymes sur les nœuds défeuillés, longues de 1 cm ; feuilles obovales, brusquement acuminées ; noircissantes au séchage ; convergentes non visibles................ 6. *L. lutescens*

1. **Lijndenia melastomoides** (Naud.) Jac.-Fél., *comb. nov.* — Pl. 27.

— *Memecylon melastomoides* NAUD., Ann. Sci. nat. Bot., sér. 3, 18 : 265 (1852) ; TRIANA, Trans. Linn. Soc. 28 : 156 (1871) ; COGNIAUX, Mon. Phan. 7 : 1135 (1891) ; PERRIER, Mém. Acad. Malg. 12 : 203 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 275 (1951).
— *Memecylon cauliflorum* H. PERR., Mém. Acad. Malg. 12 : 209 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 285, *tab. 45* : 1-8 (1951) ; type : *Perrier 2080.*
— *Spathandra melastomoides* (NAUD.) JAC.-FÉL., Adansonia, ser. 2, 18 : 228 (1978).

TYPE : *Du Petit Thouars s.n.*, Madagascar (holo-, P).

Arbre de 12 à 15 m ; jeunes rameaux 4-ailés, les ailes, larges de 0,5 mm, s'excorient par la suite et laissent les rameaux plus âgés arrondis et épaissis aux nœuds. Feuilles coriaces, grenues sur les deux faces ; pétiole 2 mm ; limbe lancéolé à oblancéé, 4 × 14 cm, atténué et décurrent sur le pétiole à la base, brièvement acuminé-obtus au sommet ; nervures médianes et convergentes bien visibles, saillantes dessous, les convergentes coarquées dès la base avec les transversales obliques, additionnelles non visibles.

Cymes solitaires ou fasciculées par trois à cinq sur les nœuds défeuillés et le vieux bois ; stipe 4-ailé, long de 1 à 1,5 cm ; ombelliformes et capitules formés par les bractées concrescentes, bractéoles très courtes, tronquées, formant une cupule d'où émerge le pédicelle de 2 à 6 mm. Hypantho-calice cupulo-patellé, 2 × 1,2 mm, limbe du calice tronqué à sinué ; pétales largement elliptiques à orbiculaires, 2 × 1,5 mm, auriculés sur l'onglet de 0,5 mm ; anthère 1 × 0,5 mm ; thèques fronto-ventrales ; connectif incurvé avec glande médiane bien développée, extrémité subaiguë ; filet de 3 (épisépales) à 4 mm (épipétales) ; style 5 mm ; ovaire 8-ovulé.

Fruit non connu.

Cette espèce a été peu récoltée et semble localisée vers la baie d'Antongil. Le spécimen de DU PETIT THOUARS provient bien de Madagascar et non de Maurice.

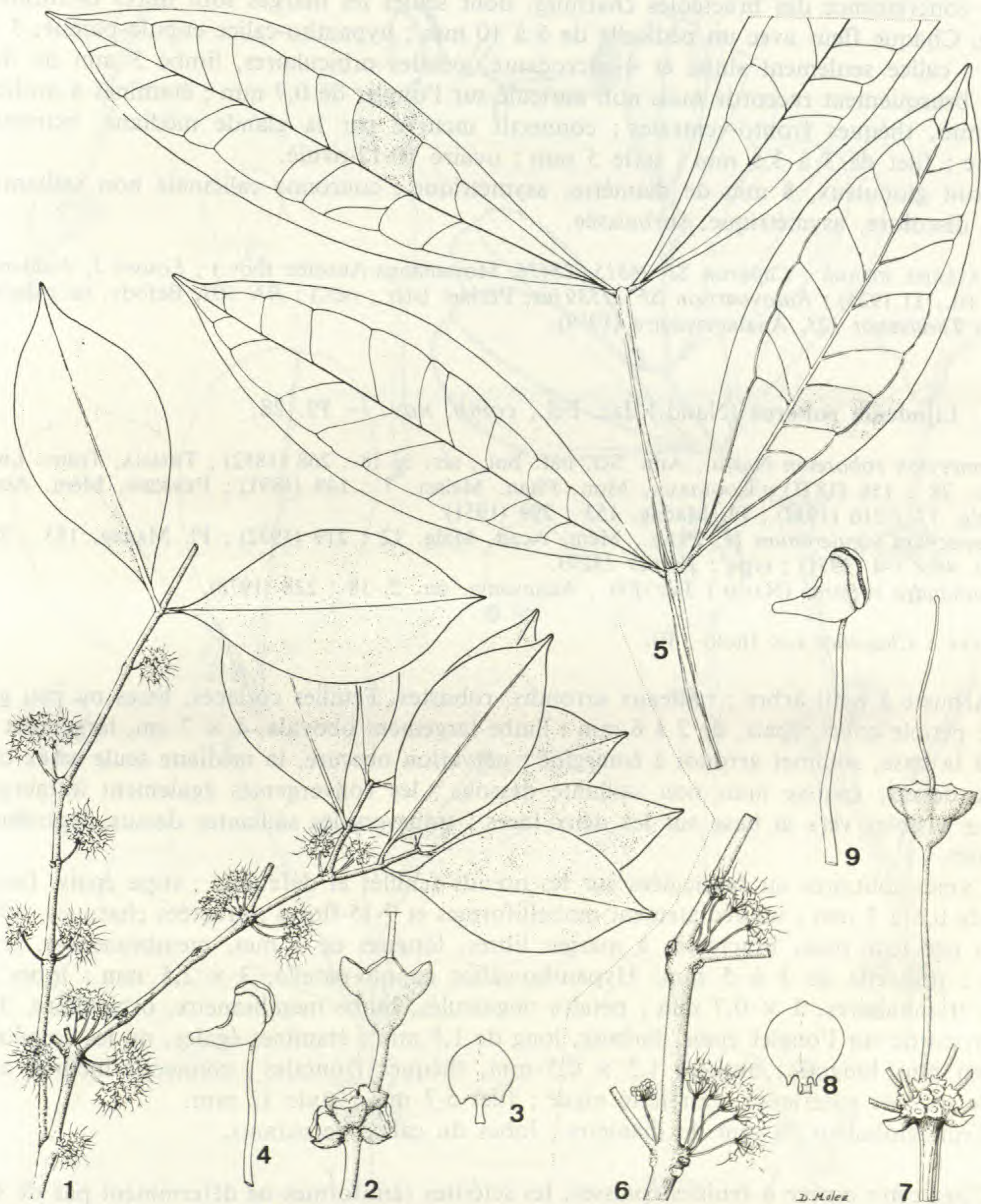
MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Beligny RN 6619*, Réserve II, Antalaha (fl., fév.) ; *Du Petit Thouars s.n.*, s. loc. ; *Perrier 2080*, env. de la baie d'Antongil (fl., oct.).

2. **Lijndenia danguyana** (H. Perr.) Jac.-Fél., *comb. nov.* — Pl. 28.

— *Memecylon danguyanum* H. PERR., Mém. Acad. Malg. 12 : 210 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 288, *tab. 45* : 9-16 (1951).
— *Spathandra danguyana* (H. PERR.) JAC.-FÉL., Adansonia, ser. 2, 18 : 228, *tab. 2 B* (1978).

SYNTYPES : *Louvel 5, Thouvenot 123* (P).

Arbre de 15 à 20 m ; rameaux arrondis, souvent avec lenticelles. Feuilles coriaces, grenues, discolores ; pétiole de 5 à 8 mm ; limbe obovale à oblancéé, ± 3 × 6 cm, très atténué et décurrent sur le pétiole, arrondi à émarginé au sommet ; nervures peu visibles, la médiane seule bien saillante dessous ; les convergentes principales seulement et peu visibles dessous, évanescentes avant le sommet ; les additionnelles parallèles aux marges révolutées.



Pl. 27. — **Lijndenia lutescens** (Naud.) Jac.-Fél. : **1**, rameau fleuri × 3/5 ; **2**, capitule avec une fleur (pétales et étamines enlevés) × 5,5 ; **3**, pétale × 5,5 ; **4**, étamine × 11. (*SF 21175*). — **L. melastomoides** (Naud.) Jac.-Fél. : **5** & **6**, rameaux feuillé et fleuri × 3/5 ; **7**, capitule avec une fleur (pétales et étamines enlevés) × 5,5 ; **8**, pétale × 5,5 ; **9**, étamine × 11. (5, *Perrier 2080* ; 6-9, *Beligny RN 6619*).

Cymes fasciculées sur les nœuds défeuillés, subsessiles, ombelliformes ; capitule formé par la concrescence des bractéoles charnues, dont seules les marges sont libres et forment cupule. Chaque fleur avec un pédicelle de 6 à 10 mm ; hypantho-calice cupulo-patellé, 3 × 2 mm ; calice seulement sinué et 4-microdenté, pétales orbiculaires, limbe 3 mm de diamètre, brusquement raccordé mais non auriculé sur l'onglet de 0,7 mm ; étamines à anthère de 2 mm, thèques fronto-ventrales ; connectif incurvé par la glande médiane, extrémité conique ; filet de 3 à 3,5 mm ; style 5 mm ; ovaire 10-12-ovulé.

Fruit globuleux, 8 mm de diamètre, asymétrique ; couronne calicinale non saillante ; graine discolore, asymétrique, surbaissée.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 26815, 28436*, Moramanga-Anosibe (nov.) ; *Louvel 5*, Analamazaotra (fl., 11.1925) ; *Ratovoarison SF 21539 bis*, Périnet (stér., oct.) ; *RN 503*, Befody, lac Alaotra (juil.) ; *Thouvenot 123*, Analamazaotra (1919).

3. **Lijndenia roborea** (Naud.) Jac.-Fél., *comb. nov.* — Pl. 28.

— *Memecylon roboreum* NAUD., Ann. Sci. nat. Bot., sér. 3, 18 : 268 (1852) ; TRIANA, Trans. Linn. Soc. 28 : 156 (1871) ; COGNIAUX, Mon. Phan. Melast. 7 : 149 (1891) ; PERRIER, Mém. Acad. Malg. 12 : 216 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 299 (1951).
— *Memecylon viguieranum* H. PERR., Mém. Acad. Malg. 12 : 219 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 306, *tab. 48* : 1-4 (1951) ; type : *Perrier 13293*.
— *Spathandra roborea* (NAUD.) JAC.-FÉL., Adansonia, ser. 2, 18 : 228 (1978).

TYPE : *Chapelier s.n.* (holo-, P).

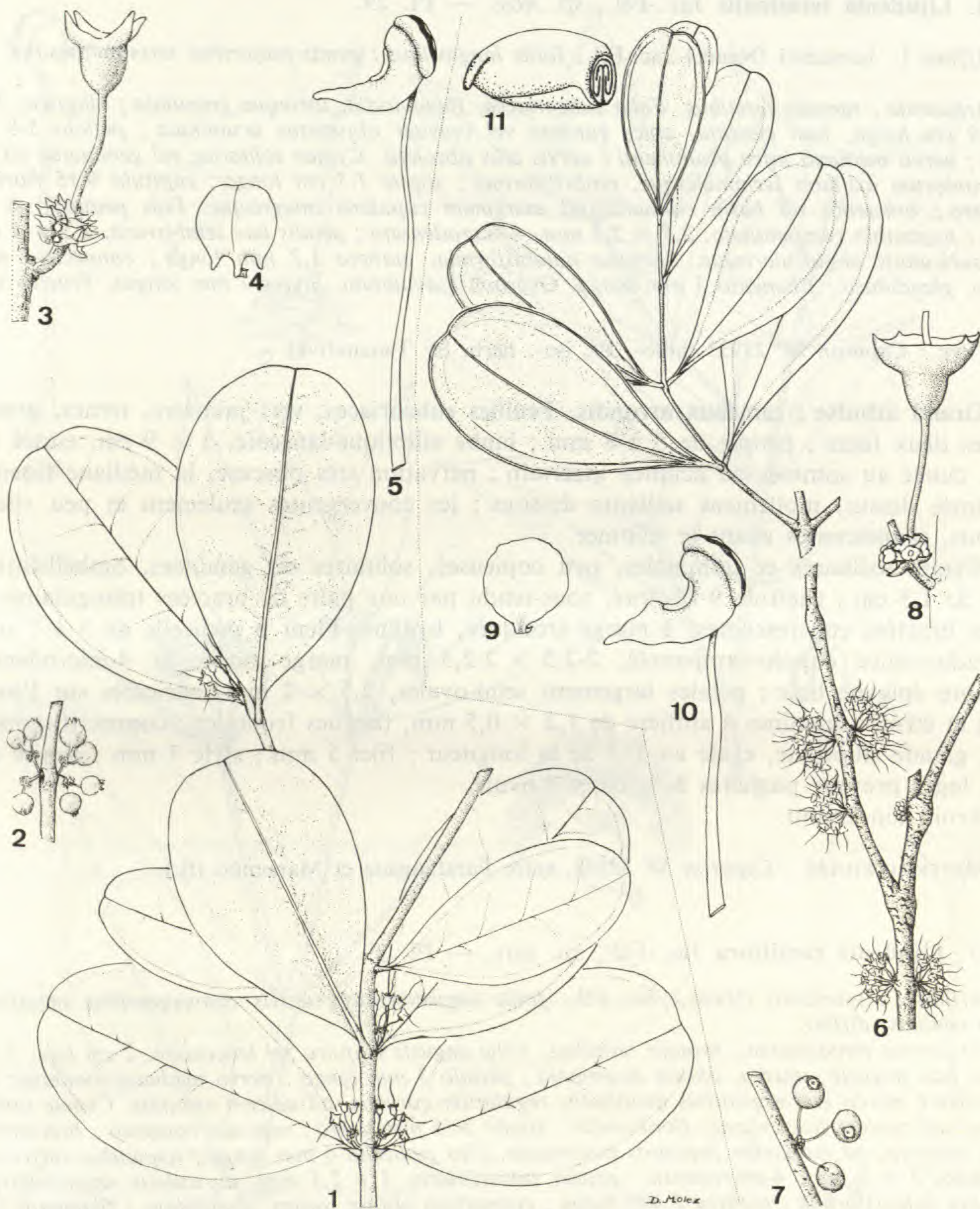
Arbuste à petit arbre ; rameaux arrondis, robustes. Feuilles coriaces, lisses ou peu grenues ; pétiole court, épais, de 2 à 6 mm ; limbe largement obovale, 4 × 7 cm, largement en coin à la base, sommet arrondi à émarginé ; nervation obscure, la médiane seule assez bien visible dessus, épaisse mais non saillante dessous ; les convergentes également immergées mais ± visibles vers la base sur les deux faces ; transversales saillantes dessus, légèrement obliques.

Cymes solitaires ou fasciculées sur les nœuds feuillés et défeuillés ; stipe épais, fascié, long de 0,5 à 3 mm ; immédiatement ombelliformes et 7-15-flores ; bractées charnues, adhérentes par leur base, bractéoles à marges libres, longues de 1 mm, membraneuses, tronquées ; pédicelle de 3 à 5 mm. Hypantho-calice cupulo-patellé, 3 × 2,5 mm ; lobes du calice triangulaires, 1 × 0,7 mm ; pétales onguiculés, limbe membraneux, orbiculaire, 3 × 3 mm, cordé sur l'onglet épais, linéaire, long de 1,5 mm ; étamines égales, ou les épipétales un peu plus longues ; anthère 1,5 × 0,5 mm, thèques frontales ; connectif incurvé avec glande un peu antérieure, extrémité aiguë ; filet 5-7 mm ; style 12 mm.

Fruit globuleux, 8 mm de diamètre ; lobes du calice persistants.

Chez cette espèce à feuilles épaisses, les sclérites ramiformes ne déterminent pas de surfaces grenues ; mais l'embryon est bien typique du genre.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 28040*, E forêts sublittorales sur sable, Ambila Lemaitso (fl., 14.12.1967) ; *Chapelier s.n.*, env. de Tamatave ; *Perrier 13293*, env. de Tampina, S Tamatave, forêt littorale sur sable (fl., nov.) ; *SF 2893*, Ambila Lemaitso (fr., 2.2.1951).



Pl. 28. — **Lijndenia roborea** (Naud.) Jac.-Fél. : **1** & **2**, rameau fleuri et nœud fructifère × 3/5 ; **3**, cyme avec une fleur (pétales et étamines enlevés) × 5,5 ; **4**, pétale × 5,5 ; **5**, étamine × 11. (1, *Capuron SF 2893* ; 2-5, *SF 28040*). — **L. danguyana** (H. Perr.) Jac.-Fél. : **6** & **7**, rameau fleuri et nœud fructifère × 3/5 ; **8**, cyme avec une fleur (pétales et étamines enlevés) × 5,5 ; **9**, pétale × 5,5 ; **10**, étamine × 11 ; **11**, embryon × 2,7. (6, 8-10, *SF 28436* ; 7, 11, *Thouvenot 123*).

4. **Lijndenia terminalis** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 29.

Affinis L. lutescenti (Naud.) Jac.-Fél., *foliis longioribus ; cymis majoribus terminalibusque, differt.*

Arbuscula ; ramulis teretibus. Folia subcoriacea, flavoviridia, utrinque granulata ; elliptica, 3 cm lata, 9 cm longa, basi cuneata, apice cuneata vel breviter obtuseque acuminata ; petiolo 5-8 mm longo ; nervo mediano infra prominenti ; nervis aliis obsoletis. Cymae solitariae vel geminatae ad apicem ramorum axillares terminalesque, ombelliformes ; stipite 1,5 cm longo ; capitulo 9-15 floribus, congesto ; bracteolis ad basin connatis, ad marginem cupularis integrisque. Flos pedicello 6 mm longo ; hypanthio campanulato, 2,5 × 2,5 mm, 4-microdentato ; petalis late semi-ovatis, 2,5 × 2 mm, basi auriculatis unguicularisque. Stamina dolabriformia, anthera 1,2 mm longa ; connectivo acute conico, glanduloso ; filamento 5 mm longo. Ovarium 8-ovulatum. Stylus 7 mm longus. Fructus ignotus.

TYPE : *Capuron SF 23933* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Grand arbuste ; rameaux arrondis. Feuilles subcoriaces, vert jaunâtre, ternes, grenues sur les deux faces ; pétiole de 5 à 8 mm ; limbe elliptique-lancéolé, 3 × 9 cm, cunéé à la base, cunéé au sommet ou acumen incertain ; nervation très obscure, la médiane finement imprimée dessus, mollement saillante dessous ; les convergentes seulement et peu visibles dessous, évanescentes avant le sommet.

Cymes axillaires et terminales, peu copieuses, solitaires ou géminées, ombelliformes, stipe de 1,5 cm ; capitule 9-15-flore, sous-tendu par une paire de bractées triangulaires, les autres bractées concrescentes, à marge tronquée, hyaline. Fleur à pédicelle de 5 à 7 mm ; hypantho-calice cupulo-campanulé, 2-2,5 × 2-2,5 mm, marge sinuée et 4-microdentée ; chambre épigyne lisse ; pétales largement semi-ovales, 2,5 × 2 mm, auriculés sur l'onglet court et étroit ; étamines à anthère de 1,2 × 0,5 mm, thèques frontales ; connectif conique-aigu, glande elliptique, égale au 1/3 de la longueur ; filet 5 mm ; style 7 mm ; ovaire avec deux loges presque parfaites à la base, 8-ovulé.

Fruit non connu.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 23933*, entre Farafangana et Manombo (fl.).

5. **Lijndenia ramiflora** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 29.

Affinis L. lutescenti (Naud.) Jac.-Fél., *foliis angustioribus ; nervis convergentibus manifestis ; cymis caulinis, differt.*

Arbuscula ramosissima ; ramulis teretibus. Folia anguste elliptica vel lanceolata, 2 cm lata, 5,5 cm longa, basi anguste cuneata, obtuse acuminata ; petiolo 3 mm longo ; nervo mediano moderate infra prominenti, nervis convergentibus manifestis, regulariter curvatis, ad apicem evanidis. Cymae ombelliformes, ad caulem fasciculatae, floribundae ; stipite 5-15 mm longo ; capitulo congesto ; bracteolis ad basin connatis, ad marginem cupularis integrisque. Flos pedicello 6 mm longo ; hypanthio-calyce campanulato, 3 × 2 mm, 4-microdentis ; petalis subcircularis, 3 × 2,5 mm, auriculatis unguicularisque. Stamina dolabriformia ; anthera 2 mm longa ; connectivo obtuse conico, glanduloso ; filamento 5 mm longo. Ovarium 8-ovulatum. Stylus 7 mm longus. Fructus ignotus.

TYPE : *Capuron SF 23755* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Arbuste ou petit arbre très ramifié ; rameaux arrondis, flexueux. Feuilles subcoriaces, grenues en dessous, vert jaunâtre ; pétiole de 3 mm ; limbe elliptique à elliptique-lancéé,



Pl. 29. — **Lijndenia terminalis** Jac.-Fél. : **1**, rameau fleuri × 3/5 ; **2**, cyme avec une fleur (pétales et étamines enlevés) × 5,5 ; **3**, pétale × 5,5 ; **4**, étamine × 11. (*Capuron SF 23933*). — **L. ramiflora** Jac.-Fél. : **5** & **6**, rameau feuillé et nœud florifère × 3/5 ; **7**, cyme avec une fleur (pétales et étamines enlevés) × 5,5 ; **8**, pétale × 5,5 ; **9**, étamine × 11. (*Capuron SF 23755*).

2 × 5,5 cm, cunéé à la base, acumen peu prononcé, obtus, parfois apiculé ; nervures principales peu visibles dessus, modérément saillantes dessous ; les deux convergentes curvilignes, non coarquées, évanescentes avant le sommet ; autres nervures non visibles.

Cymes fasciculées sur les nœuds du tronc, formant une inflorescence de 3 à 4 cm de diamètre et totalisant une soixantaine de fleurs ; chaque cyme avec un stipe grêle de 5 à 15 mm, directement ombelliforme ou formée de plusieurs ombellules groupant de cinq à neuf fleurs pédicellées ; bractéoles concrescentes par leur base, leur marge libre, hyaline, tronquée, formant une collerette autour du pédicelle de 5 à 7 mm. Hypantho-calice cupulo-patellé, 3 × 2 mm, limbe membraneux, d'abord 4-lobé dans le bouton, puis seulement sinué et 4-microdenté à l'anthèse ; chambre épigyne lisse ; style 6-7 mm ; pétales bleus, membraneux, semi-ovales, auriculés sur l'onglet, 3 × 2,5 mm ; étamines à anthère de 2 × 1 mm, thèques fronto-ventrales ; connectif conique, peu incurvé par la glande médiane égale au 1/3 de la longueur ; filet 5 mm ; ovaire 8-ovulé.

Fruit non connu.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 23755*, Antanambe, S de Mananara (fl., 11.1964).

6. **Lijndenia lutescens** (Naud.) Jac.-Fél., *comb. nov.* — Pl. 27.

— *Memecylon lutescens* NAUD., Ann. Sci. nat. Bot., sér. 3, 18 : 269 (1852) ; TRIANA, Trans. Linn. Soc. 28 : 156 (1871) ; COGNIAUX, Mon. Phan. Melast. 7 : 1166 (1891) ; PERRIER, Mém. Acad. Malg. 12 : 219 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 306 (1951).
— *Memecylon meeusei* H. PERR., Not. Syst. 12 : 106 (1945) ; Fl. Madag. 153 : 300 (1951) ; type : *Lam & Meeuse 3624* (L, P).
— *Memecylon confusum* auct. : WICKENS, Kew Bull. 31 : 4 (1976), *non* BLUME, *tant. Du Petit Thouars s.n.*
— *Spathandra lutescens* (NAUD.) JAC.-FÉL., Adansonia, ser. 2, 18 : 228 (1978).

TYPE : *Du Petit Thouars s.n.*, Madagascar (holo-, P).

Arbuste à petit arbre ; rameaux arrondis. Feuilles subcoriaces, finement grenues, précocement caduques sur les nœuds florifères ; pétiole de 4 à 10 mm ; limbe elliptique à oblancéé, 2-2,5 × 5 cm, cunéé sur le pétiole, obtus ou acuminé-obtus au sommet ; nervure médiane seule bien visible ; les convergentes additionnelles obscures.

Cymes de une à six sur les nœuds récemment défeuillés ; stipes de 2 à 12 mm, grêles, immédiatement ombelliformes, ou rarement un petit entrenœud axial ; capitule 7-15-flore, un peu flabellé, sous-tendu par deux bractées cymbiformes et charnues, formé par la concrescence des bractéoles charnues, seulement libres par leurs marges tronquées, indupliquées-valvaires. Chaque fleur sur un pédicelle grêle de 1 à 3 mm, un peu asymétrique ; hypantho-calice campanulé, 2 × 2 mm, base bien tronquée sur le pédicelle ; calice à lobes mollement triangulaires ou seulement sinué ; pétales blancs, 1,5-2 × 3-4 mm, onglet linéaire, limbe cucullé à chiffonné ; étamines blanches, à anthère de 1 × 0,5 mm, thèques frontales peu développées ; connectif peu incurvé avec glande médiane peu évidente ; filets grêles, varient de 2 à 3 mm, les épipétalaires étant un peu plus longs et plus robustes ; chambre épigyne profonde, lisse ; style de 5 à 6 mm ; ovaire 8-12-ovulé.

Fruit non connu.

Espèce assez fréquente, dont l'aire s'étend sur toute la côte orientale.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 27175*, S d'Analamanara, entre Sambava et Anstirabe-Nord (fl., 27.12.1966) ; *Du Petit Thouars s.n.*, s. loc. ; *Lam & Meeuse 5624*, Ambohoabe, près Soanierana (1938) ; *SF 4266*, Tampolo-Tamatave (fl., nov.) ; *6391*, Morarano-Horoubé, Farafangana (fl., oct.) ; *15332, 16476*, Tampolo Fénérive (fl., janv., déc.) ; *22086*, forêt de Mangalimaso, W Foulpointe (fl., nov.) ; *27162*, env. de Lohanantsahabe, entre Sambava et Andapa, arbre de 8-10 m, fl. à pétales blancs, filets staminaux et style bleutés (déc.).

3. **WARNECKEA** Gilg

Bot. Jahrb. 34 : 101 (1904) ; ENGLER, Pflanzenw. Afr. 3 (2) : 762 (1921) ; *emend.* : JACQUES-FÉLIX, Adansonia, ser. 2, 18 (2) : 228 (1978).
— *Memecylon* sect. *Dialymecylon* H. PERR., Mém. Acad. Malg. 12 : 195 (1932) ; Fl. Mad. 153 : 264 (1951) ; basé sur *W. anomala*.
— *Memecylon* sect. *Spiralocylon* H. PERR., Mém. Acad. Malg. 12 : 196 (1932) ; Fl. Mad. 153 : 267 (1951) ; basé sur *W. peculiaris*.

ESPÈCE-TYPE : *W. amaniensis* Gilg, Afrique.

Feuilles lisses (sans sclérites) ; nervures convergentes normalement visibles, régulièrement curvilignes, au moins à la base ; réseau tertiaire polygonal, parfois masqué sur les feuilles épaisses.

Cymes le plus souvent sur les nœuds défeuillés, sessiles ou brièvement stipitées ; rameaux contractés et bractées imbriquées, persistantes ; hypanthe soit à limbe épigyne développé et calice entier et presque nul (sect. *Carnosa*) ; soit, plus souvent, lobes du calice développés, libres jusqu'au verticille pétalaire, la paire externe plus grande et amplective ; pétales normalement avec onglet. Étamines dolabriformes, avec ou sans glande ; chambre épigyne lisse ou cannelée, sans cloisons membraneuses. Ovaire généralement comprimé, avec une cloison au niveau du placenta, déterminant deux loges imparfaites, dont une seule se développe ; ± 6-ovulé. Embryon droit, sans hypocotyle ; deux cotylédons charnus inégaux, ou l'un charnu et l'autre très rudimentaire ; germination hypogée.

Genre afro-malgache (une espèce aux Mascareignes), formé de deux sections à Madagascar. (La sect. *Strycnoidea* Engl., caractérisée par des cymes ramifiées, n'existe qu'en Afrique). Les neuf espèces malgaches sont distribuées sur les côtes Est et Nord ; deux d'entre elles sont connues en Afrique orientale.

CLÉ DES SECTIONS ET DES ESPÈCES

1. Calice non lobé, découvrant la corolle dans le bouton, verticilles staminaux et pétalaires submarginaux ; fleurs pédicellées (Sect. **Carnosa** [1]). Rameaux arrondis ; feuilles cunéées à la base, ± acuminées ; nervilles tertiaires non saillantes, discolores, finement réticulées, bien visibles, surtout en dessous .... 1. *W. sansibarica*

1. Sect. **Carnosa** Jac.-Fél., *sect. nov.* : *Flores pedicellata ; lamina hypanthi patelliformis, integra ; cotyledones inaequaliter carnosa.*

TYPUS : *W. sansibarica* (Taub.) Jac.-Fél.

1′. Calice lobé, recouvrant la corolle dans le bouton ; lobes orbiculaires-cucullés, libres jusqu'aux verticilles pétalaires et staminaux, imbriqués aux commissures ; fleurs généralement sessiles et involucrées par les bractées (Sect. **Warneckea**).
2. Jeunes rameaux manifestement 4-angulaires, ± ailés.
3. Feuilles lancéées, jusqu'à 4 × 12 cm, étroitement cordées sur le pétiole, longuement et étroitement acuminées, fortement bullées par impression des nervures ; rameaux grêles à entrenœuds de 3 cm environ.......... 7. *W. bullata*
3′. Feuilles largement elliptiques, jusqu'à 5,5 × 9 cm, largement cordées sur le pétiole, obtuses, arrondies ou rétuses au sommet ; nervures saillantes sur les deux faces, plus mollement dessous ; rameaux robustes à entrenœuds de 1 à 1,5 cm.......... 3. *W. urschii*
2′. Jeunes rameaux arrondis ou vaguement angulaires.
4. Feuilles diversement cunéées à la base.
5. Feuilles elliptiques-lancéolées, longuement en coin à la base, aiguës ou acuminées au sommet, brunissant au séchage ; de 4 à 5 nervures transversales ; cymes sessiles.......... 2. *W. anomala*
5′. Feuilles elliptiques-oblongues, brièvement en coin sur le pétiole long de 5 mm, obtuses, arrondies ou rétuses au sommet, verdâtres sur le sec ; de 6 à 8 nervures transversales et surface un peu bullée ; glomérules souvent portés sur un stipe court... 5. *W. sessilicarpa*
4′. Feuilles diversement arrondies ou cordées à la base.
6. Feuilles arrondies ou rétuses au sommet ; environ 3,5 × 5 cm, ovales, largement arrondies-cordées sur le pétiole de 2 mm, glauques, épaisses et nervation peu visible.......... 6. *W. peculiaris*
6′. Feuilles aiguës ou acuminées au sommet.
7. Fleurs pédicellées ; feuilles ovales, jusqu'à 4,5 × 9 cm, cordées à la base sur le pétiole de 4 mm, acuminées au sommet, vert foncé sur le sec ; convergentes basales.......... 8. *W. atrovirens*
7′. Fleurs sessiles ; feuilles elliptiques-lancéolées, convergentes suprabasilaires.
8. Feuilles elliptiques, 4 × 10 cm, aiguës au sommet, bien vertes sur le sec ; nervures, sauf la médiane, saillantes sur les deux faces ; glomérules peu fleuris, 6 mm de diamètre ; fleurs grosses, sépales longs de 3 mm.......... 4. *W. madagascariensis*
8′. Feuilles lancéolées à obovales, 4,5 × 11 cm, acuminées au sommet, vert foncé dessus, purpuracées dessous ; nervures imprimées dessus ; glomérules compacts, jusqu'à 8 mm de diamètre ; fleurs petites, sépales longs de 1 à 1,5 mm....... 9. *W. pulviniflora*

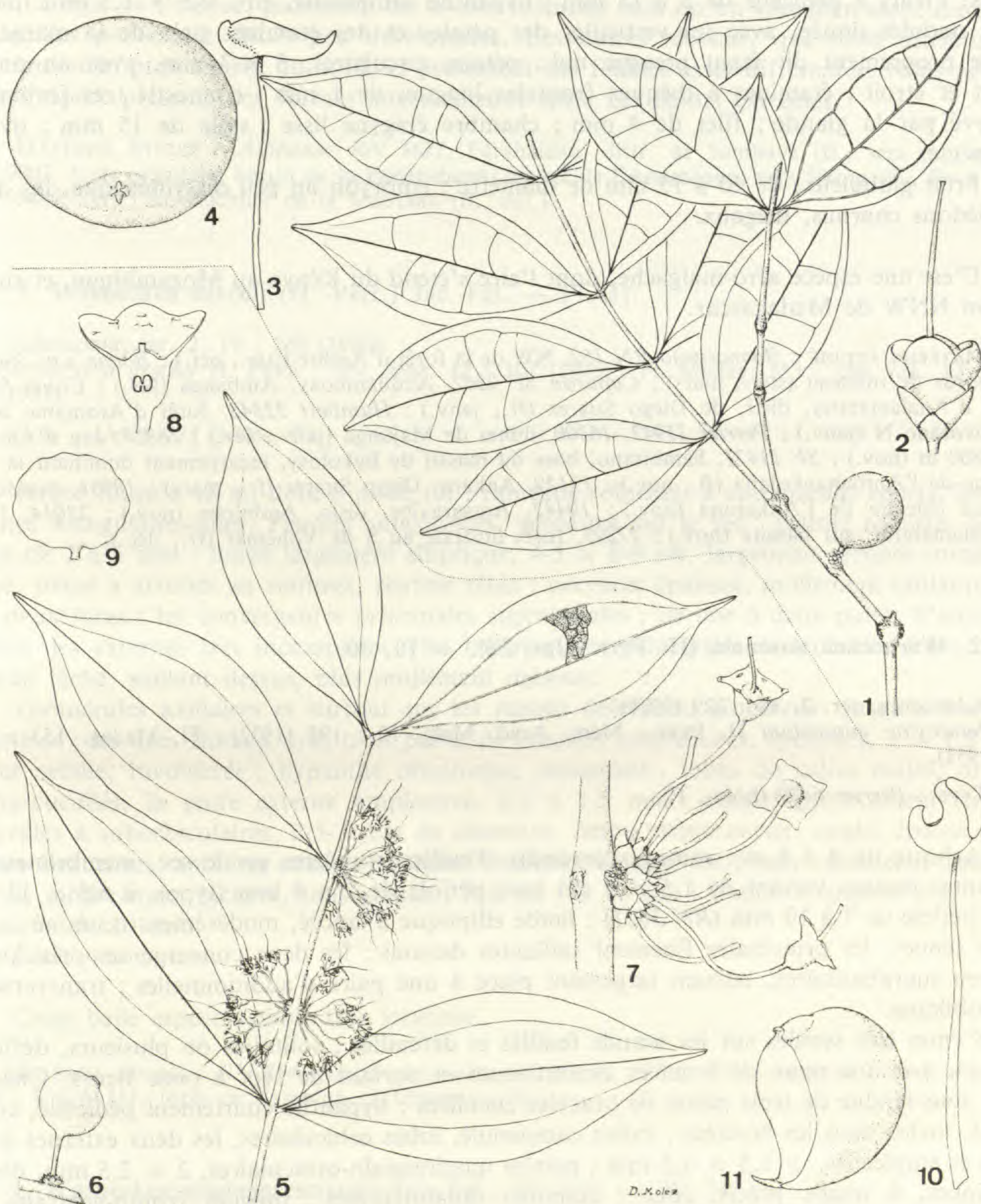
1. Warneckea sansibarica (Taub.) Jac.-Fél. — Pl. 30.

Adansonia, ser. 2, 18 (2) : 234 (1978).
— *Memecylon sansibaricum* TAUB., Pflanzenw. Ost-Afr. C : 296 (1895) ; GILG, Mon. Afr. Melast. 2 : 40 (1898) ; WICKENS, Fl. E. Trop. Afr., Melast. : 81 (1975) ; R. & A. FERNANDES, Fl. Zamb. 4 : 226, *tab. 53* (1978) ; Fl. Moçamb. 72, Melast. : 8, *tab. 2* (1980).
— *Memecylon majungense* H. PERR., Mém. Acad. Malg. 12 : 211 (1932) ; Fl. Mad. 153 : 289, *tab. 46* : 1-6 (1951) ; syntypes : *Perrier 15942, 16300.*

TYPE : *Stuhlmann, ser. 1, 718* (holo-, B, *delet.*).

Arbuste à petit arbre de 2 à 10 m ; rameaux subangulaires, puis arrondis. Feuilles subcoriaces ; pétiole imprécis, de 1 à 4 mm ; limbe elliptique-lancéolé, env. 5 × 10 cm, en coin et décurrent sur le pétiole, acuminé obtus au sommet ; nervures principales mollement saillantes sur les deux faces ; les deux convergentes basales, seulement coarquées vers le haut ; les deux additionnelles submarginales peu apparentes ; nervilles tertiaires non saillantes, discolores, formant un réseau polygonal dense, bien visible, surtout dessous.

Cymes sessiles, rameaux contractés et porteurs de plusieurs paires de bractées imbri-



Pl. 30. — **Warneckea anomala** (H. Perr.) Jac.-Fél. : **1**, rameau avec fruit × 3/5 ; **2**, fleur (pétales et étamines enlevés) × 5,5 ; **3**, étamine × 11 ; **4**, embryon (devant la masse du gros cotylédon on voit le cotylédon rudimentaire et la radicule) × 2,7. (1, 4, *Capuron SF 9003* ; 2, *Perrier 6489* ; 3, *Alphonse RN 3621*). — **W. sansibarica** (Taub.) Jac.-Fél. : **5** & **6**, rameau fleuri et fruit × 3/5 ; **7**, cyme grossie × 2,7 ; **8**, section de fleur (pétales et étamines enlevés) × 5,5 ; **9**, pétale × 5,5 ; **10**, étamine × 11 ; **11**, embryon (les cotylédons sont peu inégaux) × 2,7. (*SF 18961*).

quées. Fleurs à pédicelle de 5 à 15 mm ; hypanthe campanulé, env. 2,5 × 1,5 mm, partie libre ondulée-sinuée, avec les verticilles des pétales et des étamines près de la marge, le calice proprement dit étant presque nul ; pétales circulaires, 3 × 3 mm, avec un onglet court et étroit ; étamines à thèques frontales longues de 1 mm ; connectif très fortement incurvé par la glande ; filet de 4 mm ; chambre épigyne lisse ; style de 15 mm ; ovaire 4-6-ovulé.

Fruit globuleux, de 10 à 15 mm de diamètre ; embryon un peu dissymétrique, les deux cotylédons charnus, inégaux.

C'est une espèce afro-malgache, dont l'aire s'étend du Kénya au Mozambique, et sur la région NNW de Madagascar.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Boanarisolo RN 152*, NW de la forêt d'Ambre (stér., oct.) ; *Boivin s.n.*, Nossi-bé, bords de ruisseau (stér., mars) ; *Capuron SF 9262*, Andilamboay, Ambanga (fév.) ; *Cours 5482*, forêt d'Analamahitsy, distr. de Diego Suarez (fr., janv.) ; *Humbert 32343*, forêt d'Atomamo au S d'Anivorano N (janv.) ; *Perrier 15942, 16300*, dunes de Majunga (janv., fév.) ; *18827*, cap d'Ambre, vers 800 m (nov.) ; *SF 11471*, Sambirano, base du massif de Bekolosy, escarpement dominant la rive gauche de l'Antoahankolana (fl., nov.) ; *13129*, Ankara, Diego Suarez (fr., mars) ; *18961*, causses et plateau calcaire de l'Ankarana (nov.) ; *19442*, Antsaravibe, distr. Ambilobe (nov.) ; *22014*, forêt d'Analamahitsy, sur basalte (nov.) ; *27295*, forêt littorale au S de Vohémar (fr., déc.).

2. **Warneckea anomala** (H. Perr.) Jac.-Fél. — Pl. 30.

Adansonia, ser. 2, 18 : 229 (1978).
— *Memecylon anomalum* H. PERR., Mém. Acad. Malg. 12 : 195 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 264 (1951).

TYPE : *Perrier 6489* (holo-, P).

Arbuste de 4 à 5 m ; rameaux arrondis. Feuilles brunâtres sur le sec, membraneuses, brillantes dessus, variant de 1,5 × 5 cm avec pétiole de 2 à 4 mm (type), à 6,5 × 13 cm avec pétiole de 7 à 10 mm (*RN 3621*) ; limbe elliptique à lancéé, modérément acuminé ; nervures ténues, les principales finement saillantes dessous ; les deux convergentes principales un peu suprabasilaires, laissant largement place à une paire d'additionnelles ; transversales peu obliques.

Cymes très sessiles sur les nœuds feuillés et défeuillés ; solitaires ou plusieurs, définies chacune par une paire de bractées cymbiformes et portant de sept à onze fleurs. Chaque fleur sous-tendue de trois paires de bractées cucullées ; hypanthe courtement pédicellé, comprimé, inclus dans les bractées ; calice campanulé, lobes orbiculaires, les deux externes auriculés et amplectifs, ± 1,5 × 1,5 mm ; pétales quadrangulo-orbiculaires, 2 × 2,5 mm, dissymétriques, à onglet précis, court ; étamines dolabriformes ; thèques fronto-ventrales de 0,6 mm ; connectif très transversal, sigmoïde, long de 1,5 mm, glande menue près de l'extrémité ; filet de 3 mm ; style de 4,5 mm ; ovaire 4-5-ovulé.

Fruit globuleux, 17 mm de diamètre ; embryon remarquablement hétérocotylé, le cotylédon charnu globuleux rejetant un peu sur le côté le cotylédon rudimentaire et la radicule.

Le type de l'espèce, provenant de la côte orientale sud, est un spécimen assez médiocre, à feuilles petites, et fleurs peu développées. Les autres récoltes, que nous attribuons à *W. anomala*, proviennent du nord, et présentent des feuilles assez différentes. Nous pensons que l'espèce présente des formes intermédiaires entre ces points extrêmes.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Alphonse RN 3621*, Farahalana, distr. de Sambava (fl., sept.) ; *Capuron SF 9003*, forêt orientale, bassin de la Fananehana, massif de l'Androrona, vers 500 m (fr., fév.) ; *Perrier 6489*, vers l'embouchure de la Matitana (fl., oct.).

3. **Warneckea urschii** (H. Perr.) Jac.-Fél. — Pl. 31.

Adansonia, ser. 2, 19 : 268 (1980).
— *Memecylon urschii* H. PERR., Not. Syst. 12 : 107 (1945) ; Fl. Madag. 153 : 266, *tab. 52* : 8-16 (1951).

TYPE : *Ursch 113* (holo-, P).

Arbre jusqu'à 15 m, dont 8 m de fût ; rameaux robustes, à entrenœuds courts, les plus jeunes 4-angulaires-ailés. Feuilles subcoriaces, verdâtres sur le sec ; pétiole robuste, aplati, long de 2 à 5 mm ; limbe largement elliptique, 4-5 × 8-9 cm, largement arrondi-cordé à la base, obtus à arrondi au sommet, parfois rétus ; nervures épaisses, mollement saillantes sur les deux faces ; les convergentes principales suprabasales ; de une à deux paires d'additionnelles, les externes très incomplètes ; les transversales principales et tertiaires forment un réseau lâche, saillant dessus, plus mollement dessous.

Glomérules axillaires et surtout sur les nœuds défeuillés, globuleux, jusqu'à 1 cm de diamètre ; les axes floraux avec trois paires de bractées orbiculaires, cucullées, 3 × 1,5 mm. Fleur sessile, involucrée ; hypanthe obconique, comprimé ; lobes du calice étalés, orbiculaires-cucullés, la paire externe amplective, 2,3 × 1,5 mm ; pétales précocement caducs, obovales à suborbiculaires, 2,5-3 mm de diamètre, limbe membraneux, onglet épaissi ; étamines flexueuses, anthères courtes ; thèques frontales, longues de 1 mm ; connectif conique-obtus, modérément incurvé, sans glande ; filet de 5 à 10 mm ; chambre épigyne lisse ; style flexueux de 10 mm.

Fruit non connu.

Cette belle espèce semble très localisée.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *RN 854*, Ambila Lemaitso (avr.) ; *SF 10748, 19194*, Ambila Lemaitso (sept., oct.) ; *Ursch 113*, forêt de Tampina, S Tamatave (déc.).

4. **Warneckea madagascariensis** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 31.

Affinis W. anomalae (Perr.) Jac.-Fél., *foliis reticulatis, ad basim anguste subcordatis ; calycis lobis hypanthio longioribus, differt.*

Arbuscula usque 8 m alta, ramulis teretibus, ad nodos dilatatis. Folia laevia, elliptica, usque 4 cm lata, 10 cm longa, basi anguste subcordata, apice cuneata ; petiolo 2-3 mm longo ; nervis nervulisque tenuiter utrinque prominentibus, 4 nervis convergentibus, 2 primariis supra basilaribus ; reticulo conspicuo.

Cymae sessiles, solitariae vel gregariae in nodis defoliatis glomeratae ; 2 bracteis triangularibus ; 1-3 floribus. Flos sessilis, bracteolis imbricatis cucullatis suffultus ; hypanthio obconico, incluso ; calycis lobis magnis, 2,6 mm longis, cucullatis, exterioribus majoribus, amplectentibus ; corolla in alabastro secondita ; petalis perfectis ignotis, late semi-ovatis, 3 mm latis, 2,5 mm longis, probabiliter sine ungue. Stamina dolabriformia ; anthera 0,6 × 2 mm ; connectivo conico obtusoque, eglanduloso ; filamento 4-5 mm longo. Ovarium vertice aequum, sub 2-locularis, 6-ovulatum. Fructus ignotus.

TYPE : *Capuron SF 23634* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Arbre de 6 à 7 m ; rameaux arrondis, entrenœuds de 2 à 3 cm, nœuds florifères épaissis. Feuilles vertes sur le sec, subcoriaces ; pétiole bien précis, long de 2 à 3 mm ; limbe elliptique, jusqu'à 3-4 × 8-10 cm, base atténuée, étroitement auriculée sur le pétiole, sommet cunéé ; nervures finement saillantes sur les deux faces ; les deux convergentes principales suprabasilaires, modérément coarquées vers le haut ; 7-9 transversales principales peu obliques ; additionnelles coarquées et confondues avec le réticulum bien évident sur les deux faces.

Cymes sur les nœuds défeuillés, très sessiles, sous-tendues par deux bractées triangulaires, solitaires ou réunies par trois en glomérules très compacts, probablement renouvelables sur les mêmes nœuds épaissis ; chacune constituée de une à cinq fleurs involucrées par trois à quatre paires de bractées ovales et cucullées. Hypanthe obconique ; lobes du calice en deux paires inégales, les externes orbiculaires, cucullés, longs de 2,6 mm, l'un d'eux recouvrant toutes les autres pièces avant l'anthèse, les internes obovales, un peu plus courts ; pétales mal connus à complet développement, 3 × 2,5 mm ; étamines à anthère de 0,6 × 2 mm ; thèques fronto-ventrales, bien séparées ; connectif à carène dorsale finement canaliculée, sans glande évidente, extrémité obtuse ; filet grêle de 4 à 5 mm ; chambre épigyne nulle, face supérieure de l'ovaire lisse, seulement marquée par les cicatrices des pétales et des étamines ; ovaire à paroi épaisse, imparfaitement 2-loculaire, 6-ovulé.

Fruit non connu.

Cette espèce n'est connue que par le spécimen type.

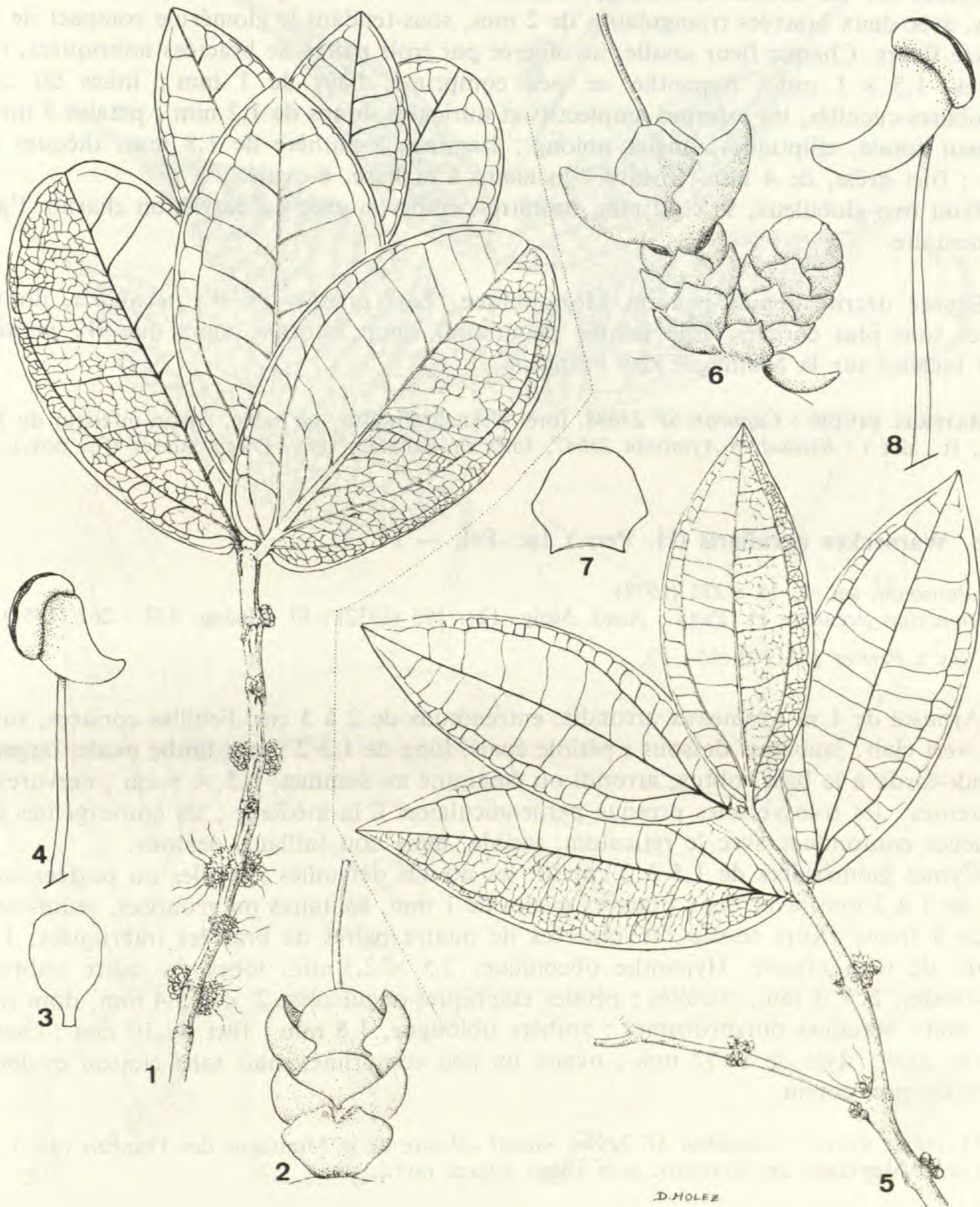
MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 23634*, forêt de Manombo, S de Farafangana, sur latérite de basalte (fl., 17.10.1964).

5. **Warneckea sessilicarpa** (A. & R. Fern.) Jac.-Fél. — Pl. 32.

Adansonia, ser. 2, 18 : 234 (1978).
— *Memecylon sessilicarpum* A. & R. FERN., Garcia de Orta, Bot. 2 : 55, *tab. 1* (1974) ; Fl. Zambez. 4 : 228 (1978) ; Fl. Moçamb. 72 : 10 (1980).

TYPE : *Torre & Correia 17355* (holo-, LISC ; iso-, COI, K, SRGH), Afrique.

Arbuste de 5 à 7 m ; rameaux arrondis, entrenœuds de 2 à 3 cm. Feuilles vert clair, subcoriaces, un peu bullées ; pétiole robuste, de 4 à 6 mm ; limbe elliptique, 4 × 7 cm, arrondi ou largement en coin à la base, arrondi et parfois émarginé au sommet ; nervures principales mollement imprimées dessus et donnant une surface bullée ; les transversales presque perpendiculaires à la médiane ; les tertiaires réticulées finement saillantes dessus.



Pl. 31. — **Warneckea urschii** (H. Perr.) Jac.-Fél. : **1**, rameau fleuri × 3/5 ; **2**, cyme 1-flore (pétales et étamines enlevés), avec 3 paires de bractées × 5,5 ; **3**, pétale × 5,5 ; **4**, étamine × 11. (*SF 10748*). — **W. madagascariensis** Jac.-Fél. : **5**, rameau fleuri × 3/5 ; **6**, cyme avec 2 paires de bractées, et 2 rameaux 1-flores, avec plusieurs paires de bractéoles ; une fleur en bouton, l'autre ouverte (pétales et étamines enlevés) × 5,5 ; **7**, pétale × 5,5 ; **8**, étamine × 11. (*Capuron SF 23634*).

Cymes sur les nœuds défeuillés, solitaires ou fasciculées par trois ; stipe robuste de 3 mm, avec deux bractées triangulaires de 2 mm, sous-tendant le glomérule compact de cinq à douze fleurs. Chaque fleur sessile, involucrée par trois paires de bractées imbriquées, orbiculaires, 1,5 × 1 mm ; hypanthe un peu comprimé, haut de 1 mm ; lobes du calice orbiculaires-cucullés, les externes amplectifs et auriculés, longs de 1,2 mm ; pétales 3 mm de longueur totale, elliptiques, onglet oblong ; étamines à anthère de 1,8 mm, thèques ventrales ; filet grêle, de 4 mm ; ovaire 2-loculaire à la base, 6-ovulé.

Fruit ovo-globuleux, 9 × 12 mm, noirâtre ; embryon avec un cotylédon charnu, l'autre rudimentaire.

Espèce décrite depuis peu du Mozambique. Fort proche du *W. peculiaris*, dont les feuilles sont plus cordées. Elle semble planitiaire, sinon littorale, alors que *W. peculiaris* serait localisé sur la Montagne des Français.

Matériel étudié : *Capuron SF 23088*, forêt d'Analonfondro, sur sable, bassin inférieur du Rodo (j. fl., fr., déc.) ; *Keraudren-Aymonin 25647*, forêt de Sahafary, env. Diégo Suarez (fl., nov.).

6. **Warneckea peculiaris** (H. Perr.) Jac.-Fél. — Pl. 32.

Adansonia, ser. 2, 18 : 232 (1978).
— *Memecylon peculiare* H. Perr., Acad. Malg. 12 : 196 (1932) ; Fl. Madag. 153 : 267 (1951).

Type : *Perrier 16319* (holo-, P).

Arbuste de 1 m ; rameaux arrondis, entrenœuds de 2 à 3 cm. Feuilles coriaces, subsessiles, vert clair, jaunâtres dessous ; pétiole épais, long de 1 à 2 mm ; limbe ovale, largement arrondi-cordé à la base, obtus, arrondi ou émarginé au sommet, 3,5 × 6 cm ; nervures peu apparentes ; les transversales presque perpendiculaires à la médiane ; les convergentes additionnelles confondues avec le réticulum, visible, mais non saillant, dessous.

Cymes glomérulées de 1,5 à 2 cm sur les nœuds défeuillés ; sessiles ou portées sur un stipe de 1 à 2 mm, avec deux bractées ovales de 1 mm, solitaires ou groupées, réunissant de quinze à trente fleurs sessiles, involucrées de quatre paires de bractées imbriquées, 1,5 × 1 mm, de teinte fauve. Hypanthe obconique, 2,5 × 2,5 mm; lobes du calice imbriqués, semi-ovales, 2 × 1 mm, cucullés ; pétales elliptiques-onguiculés, 2 × 3,5-4 mm, dont onglet de 1 mm ; étamines dolabriformes ; anthère oblongue, 1,8 mm ; filet de 10 mm ; chambre épigyne lisse ; style de 10-12 mm ; ovaire un peu comprimé, mais sans cloison évidente.

Fruit non connu.

Matériel étudié : *Capuron SF 22994*, massif calcaire de la Montagne des Français (déc.) ; *Perrier 16319*, Montagne des Français, près Diégo Suarez (avr.).

7. **Warneckea bullata** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 32.

Species foliis conspicue bullatis a congeneribus distincta.

Arbuscula ; ramulis gracilibus 4-alatisque. Folia lanceata, 4 cm lata, 12 cm longa, basi cordata, longe angusteque acuminata ; petiolo 2 mm longo ; nervis supra impressis, infra valde prominentibus,



Pl. 32. — **Warneckea bullata** Jac.-Fél. : 1 & 2, rameau feuillé et cyme × 3/5. (*Capuron SF 27615 bis*). — **W. sessilicarpa** (A. & R. Fern.) Jac.-Fél. : **3** & **4**, rameau feuillé et fruit × 3/5 ; **5**, fleur et ses bractées (pétales et étamines enlevés) × 5,5 ; **6**, embryon, un cotylédon globuleux, l'autre rudimentaire × 2,7. (*Capuron SF 23088*). — **W. peculiaris** (H. Perr.) Jac.-Fél. : **7** & **8**, rameau feuillé et glomérule de cymes × 3/5 ; **9**, fleur sectionnée (pétales et étamines enlevés) × 5,5 ; **10**, pétale × 5,5 ; **11**, étamine × 11. (*Capuron SF 22994*).

4 convergentibus basilaribus ; reticulo laxo ; valde inter nervos bullata. Cymae sessiles glomeratae in nodis defoliatis. Flos fructusque ignoti.

TYPE : *Capuron SF 27615 bis* (holo-, P).

Arbuste ; rameaux grêles, 4-ailés lorsqu'ils sont jeunes. Feuilles à pétiole de 2 mm ; limbe lancéé, jusqu'à 4 × 12 cm, arrondi puis étroitement cordé sur le pétiole, acumen étroit, long jusqu'à 2,5 cm ; nervures fortement imprimées dessus, saillantes dessous, déterminant un limbe bullé caractéristique ; les convergentes principales à ± 5 mm de la marge, coarquées avec les transversales, et laissant place à une paire d'additionnelles.

Cymes très sessiles, glomérulées sur les nœuds défeuillés. Fleurs développées et fruits non connus.

Malgré un développement insuffisant, il est facile d'attribuer cette espèce au genre *Warneckea.*

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron SF 27615 bis*, forêt d'Analamateza, au S d'Antsirabe Nord (25-27.3. 1967).

8. **Warneckea atrovirens** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 33.

Affinis W. schliebeni (Mark.) Jac.-Fél., *calycis lobis semi ovatis differt.*

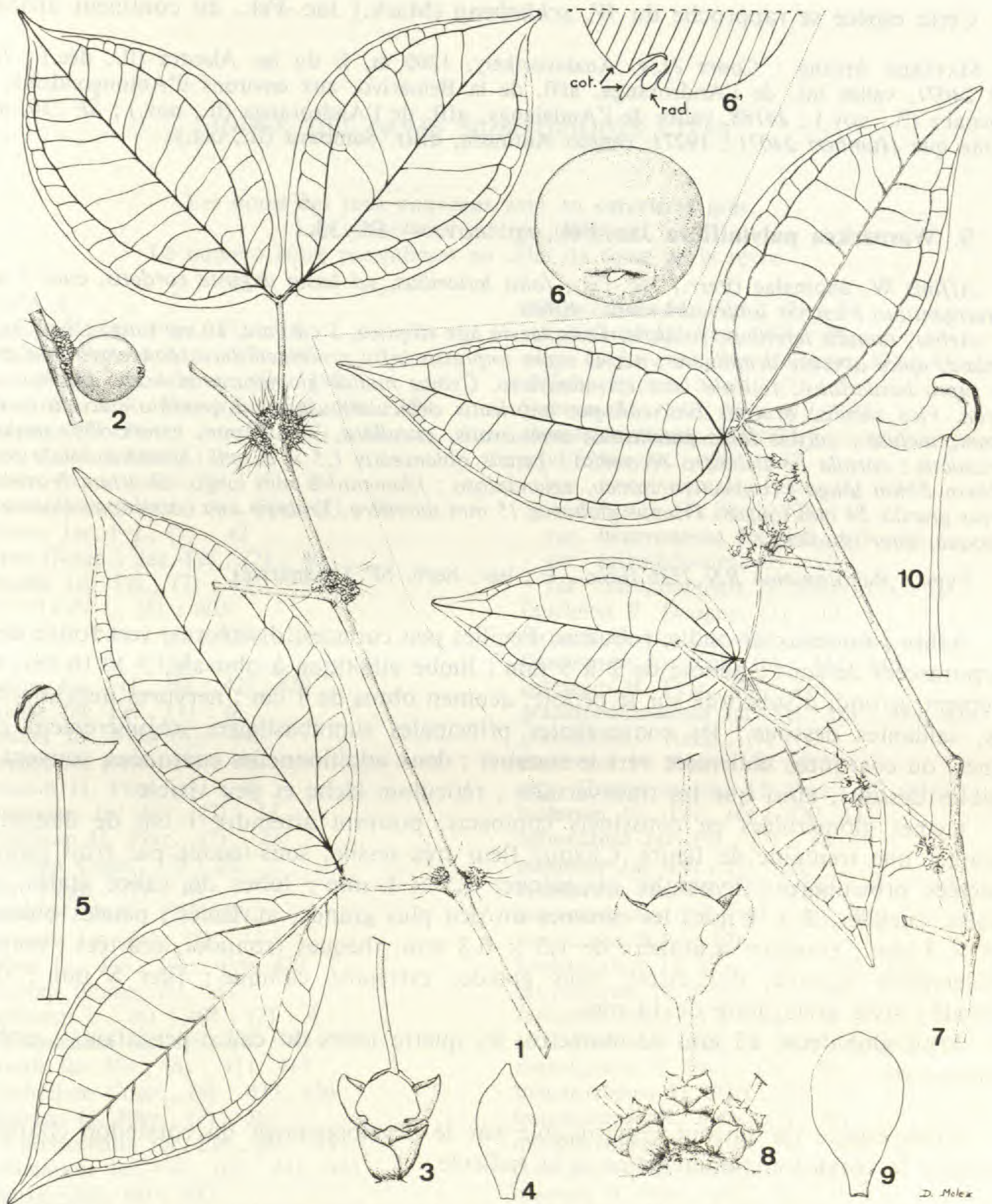
Arbor, ramulis teretibus. Folia laevia atroviridia tristaque, ovata vel late lanceolata, 3,5 cm lata, 8 cm longa, basi cordata, obtuse acuminata ; petiolo 2-3 mm longo ; nervis tenuibus, infra paulum prominentibus, 4 convergentibus basilaribus ; reticulo utrinque vix conspicuo. Cymae sessiles, glomeratae in nodis defoliatis, uniflorae ; bracteis bracteolisque imbricatis, cucullatis, 2 × 1 mm. Flos pedicello 2-3 mm longo ; hypanthio cupuliformi ; calycis lobis patentibus, semi ovatis, cucullatis, 2 × 1,5 mm, exterioribus majoribus, auriculatis, amplectentibusque ; corolla in alabastro recondita ; petalis late oblanceatis, 2,5 × 3,5 mm, unguiculatis. Stamina dolabriformia ; anthera 1,5 mm longa ; connectivo incurvato acutoque, eglanduloso ; filamento 10 mm longo. Ovarium sub 2-locularis, 8-ovulatum. Stylus gracilis 13 mm longus. Fructus ignotus.

TYPE : *SF 19271* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Petit arbre de 7 m, avec fût de 3 m ; rameaux arrondis. Feuilles vert foncé, ternes, à surfaces lisses, brunes au séchage ; pétiole précis, de 2 à 3 mm ; limbe ovato-lancéé, jusqu'à 3,5 × 8 cm, base cordée, acumen peu précis, obtus ; nervures principales peu visibles dessus et plutôt imprimées, fines et modérément saillantes dessous ; les convergentes basilaires, coarquées presque dès la base avec les transversales ; réticulum assez bien visible sur les deux faces.

Cymes très sessiles sur les nœuds feuillés et défeuillés, glomérulées par trois à sept, ou solitaires sur les nœuds jeunes. Chaque fleur sous-tendue par trois à quatre paires de bractées cucullées, 2 × 1 mm ; portée sur un pédicelle de 2 à 3 mm ; hypanthe cupuliforme, 1,5 × 1 mm ; lobes du calice étalés, auriculés et imbriqués, orbiculaires et un peu cucullés, 2 × 1,5 mm, les externes un peu plus grands ; pétales oblancéés, 2,5 × 3,5 mm, progressivement réduits en onglet ; étamines dolabriformes ; thèques de 0,8 mm ; connectif modérément incurvé, sans glande ; filet de 10 mm ; ovaire un peu saillant, arrondi, sub-biloculaire, 8-ovulé ; style grêle, 13 mm.

Fruit non connu.



Pl. 33. — **Warneckea pulviniflora** Jac.-Fél. : **1 & 2**, rameau fleuri et fruit × 3/5 ; **3**, cyme 1-flore (pétales et étamines enlevés), avec bractées et bractéoles × 5,5 ; **4**, pétale × 5,5 ; **5**, étamine × 11 ; **6 & 6'**, embryon (le cotylédon charnu ne laisse voir que l'extrémité du rudimentaire, la radicule est masquée) × 2,7. (1, 3-6, *Rakotoniaina RN 2226* ; 2, *Cours & Homolle 2630*). — **W. atrovirens** Jac.-Fél. : **7**, rameau fleuri × 3/5 ; **8**, trois cymes 1-flores (pétales et étamines enlevés) × 5,5 ; **9**, pétale × 5,5 ; **10**, étamine × 11. (*SF 19271*).

Cette espèce se rapproche du *W. schliebenii* (Mark.) Jac.-Fél., du continent africain.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Cours 2134*, Analavorikely, 1200 m, E du lac Alaotra (fl., déc.) ; *Humbert 24071*, vallée inf. de l'Androranga, affl. de la Bemarivo, aux environs d'Antongondriha, Mt. Anjenabe (fl., nov.) ; *24188*, vallée de l'Andalangy, affl. de l'Androranga (fl., nov.) ; *SF 750*, même récolte que *Humbert 24071* ; *19271*, canton Antindra, distr. Sambava (fl., oct.).

9. **Warneckea pulviniflora** Jac.-Fél., *sp. nov.* — Pl. 33.

Affinis W. anomalae (Perr.) Jac.-Fél., *foliis latioribus, ad basin anguste cordatis, cum 4 nervis convergentibus ; calycis lobis auriculatis, differt.*

Arbor, ramulis teretibus, robustis. Folia laevia late elliptica, 5 cm lata, 10 cm longa ; basi anguste cordata, apice obscure acuminata ; nervis supra impressis infra prominentibus ; convergentibus primariis supra basilaribus ; reticulo laxo vix manifesto. Cymae multae glomeratae in nodis defoliatis, uniflorae. Flos sessilis, bracteis bracteolisque imbricatis orbicularibusque ; hypanthio obconico, 1,5 × 1 mm, incluso ; calycis lobis patentibus, semi-ovatis, cucullatis, 2 × 1 mm, exterioribus majoribus auriculatis ; corolla in alabastro recondita ; petalis oblanceatis 1,5 × 3 mm. Stamina dolabriformia, anthera 2 mm longa ; connectivo conico, eglanduloso ; filamento 8 mm longo. Ovarium 6-ovulatum. Stylus gracilis 14 mm longus. Fructus globosus 15 mm diametro. Embryo una cotyledone globoso carnosoque, alter obsoleto.

TYPE : *Rakotoniaina RN 2226* (holo-, P ; iso-, herb. SF Tananarive).

Arbre ; rameaux arrondis, robustes. Feuilles peu coriaces, discolores, vert foncé dessus, purpurascées dessous ; pétiole de 2 à 3 mm ; limbe elliptique à obovale, 5 × 10 cm, brusquement arrondi à subcordé sur le pétiole, acumen obtus de 1 cm ; nervures imprimées dessus, saillantes dessous ; les convergentes principales suprabasilaires, régulièrement curvilignes, ou coarquées seulement vers le sommet ; deux additionnelles coarquées, souvent bien visibles dessous, ainsi que les transversales ; réticulum lâche et peu visible.

Cymes glomérulées en coussinets compacts, pouvant atteindre 1 cm de diamètre et compter une trentaine de fleurs. Chaque fleur très sessile, sous-tendue par trois paires de bractées orbiculaires ; hypanthe obconique, 1,5 × 1 mm ; lobes du calice étalés, semi-ovales, cucullés, 2 × 1 mm, les externes un peu plus grands, auriculés ; pétales oblancéés, 1,5 × 3 mm ; étamines à anthère de 1,5 × 0,8 mm, thèques frontales, écartées ; connectif modérément incurvé, dos étroit, sans glande, extrémité conique ; filet 8 mm ; ovaire 6-ovulé ; style grêle, long de 14 mm.

Fruit globuleux, 15 mm de diamètre, les quatre lobes du calice persistants ; embryon monocotylé.

Cette espèce est surtout remarquable par le développement du cotylédon charnu qui invagine le cotylédon rudimentaire et la radicule.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Cours & Homolle 2630*, entre Ampitanoka et Sahalampona, vers 1200 m, à l'E du lac Alaotra (fr., janv.) ; *Rakotoniaina RN 1974, 2226*, Vohimarangitra, Tamatave (fl., fr., janv., déc.).

INDEX DES NOMS SCIENTIFIQUES CITÉS

Les noms des **taxa nouveaux** sont en **caractères gras**.
Les *synonymes* sont en *italiques*.
Le numéro entre parenthèses est celui du tome de la revue.

EUGENIA L.
cotinifolioides H. Perr., (7) : 14
LIJNDENIA Zoll. & Mor., (7) : 37
barteri (Hook. f.) Bremer, (6) : 398
brenanii (A. & R. Fern.) Jac.-Fél., (6) : 392
danguyana (H. Perr.) Jac.-Fél., (7) : 38
laurina Zoll. & Mor., (7) : 37
lutescens (Naud.) Jac.-Fél., (7) : 44
melastomoides (Naud.) Jac.-Fél., (7) : 38
ramiflora Jac.-Fél., (7) : 42
roborea (Naud.) Jac.-Fél., (7) : 40
terminalis Jac.-Fél., (7) : 42
MEMECYLON L. (6) : 405
aberrans H. Perr., (6) : 420, 426
alatum DC., (6) : 433
albescens Jac.-Fél., (6) : 427, 429
ambrense Jac.-Fél., (7) : 6
amoenum Jac.-Fél., (6) : 440
ankarense H. Perr., (7) : 30
anomalum H. Perr., (7) : 48
antseranense Jac.-Fél., (7) : 13
auratifolium H. Perr., (7) : 29
bakeranum Cogn., (7) : 22
bernieri Cogn., (7) : 16
boinense H. Perr., (7) : 32
bracteatum Jac.-Fél., (7) : 17
brahense Jac.-Fél., (6) : 419, 430
buxifolium Blume, (7) : 31
capitellatum L., (6) : 405 ; (7) : 4
sect. **Capuronia** Jac.-Fél., (6) : 411
capuronii Jac.-Fél., (6) : 411, 413
cardiophyllum Cogn., (6) : 435, 436
cauliflorum H. Perr., (7) : 38
sect. **Clavistamina** Jac.-Fél., (6) : 441
clavistaminum Jac.-Fél., (6) : 441, 443
cogniauxii Gilg, (6) : 432
confusum auct. non Blume, (7) : 44
corymbiforme H. Perr., (7) : 14
cotinifolioides (H. Perr.) Jac.-Fél., (7) : 14
coursianum Jac.-Fél., (7) : 32
crassinerve Blume, (7) : 5
crassipetiolum Jac.-Fél., (7) : 26
d'Alleizettei H. Perr., (7) : 20
danguyanum H. Perr., (7) : 38
delphinense H. Perr., (7) : 34
sect. *Dialymemecylon* H. Perr., (7) : 45
dolichophyllum Naud., (7) : 5
dubium Jac.-Fél., (6) : 419, 420
dumosum Naud., (7) : 31
eduliforme DC., (6) : 447
var. *tampinense* H. Perr., (6) : 448
eglandulosum H. Perr., (7) : 10
var. **bezavonense** Jac.-Fél., (7) : 10
var. eglandulosum, (7) : 10
var. *tsaratananense* H. Perr., (7) : 30
faucherei P. Danguy, (7) : 13
fernandesiorum Jac.-Fél., (6) : 412, 414
fianarantse Jac.-Fél., (6) : 442, 443
galeatum H. Perr., (6) : 416
gracilipedicellatum Jac.-Fél., (6) : 434, 439
grandifolium Naud., (7) : 5
humbertii H. Perr., (6) : 415
sect. Humbertocylon H. Perr., (6) : 415
inalatum Jac.-Fél., (6) : 429, 433
infuscatum Jac.-Fél., (7) : 18
isaloense Jac.-Fél., (7) : 31
ivohibense Jac.-Fél., (7) : 28
laureolum Jac.-Fél., (6) : 447, 449
longicuspe Baker, (7) : 25
longipetalum H. Perr., (6) : 441, 444
louvelianum H. Perr., (7) : 19
lutescens Naud., (7) : 44
sect. *Lyndenia* (Zoll. & Mor.) Cogn., (7) : 37
majungense H. Perr., (7) : 46
mananjebense H. Perr., (7) : 4
mandrarense H. Perr., (7) : 35
mangiferoides Jac.-Fél., (6) : 425, 427
matitanense H. Perr., (6) : 448
meeusei H. Perr., (7) : 44
megaspermum Jac.-Fél., (6) : 423, 428
melastomoides Naud., (7) : 38
sect. Memecylon, (7) : 3
minimifolium H. Perr., (7) : 35
mocquerysii DC., (6) : 432
multinode Jac.-Fél., (7) : 28
myricoides Naud., (6) : 445, 446

myrtiforme Naud., (7) : 36
myrtilloides Mark., (6) : 401
oblongifolium Cogn., (6) : 446
octocostatum Merrill & Chun, (6) : 399
oleaefolium Baker, (7) : 22
paradoxum Jac.-Fél., (6) : 437, 439
peculiare H. Perr., (7) : 52
pedunculatum Jac.-Fél., (6) : 449, 450
var. **centrale** Jac.-Fél., (6) : 451
peracuminatum H. Perr., (7) : 17
perangustum Jac.-Fél., (6) : 434, 435
perrieri P. Danguy, (7) : 24
pileatum Jac.-Fél., (6) : 417, 418
planifolium Jac.-Fél., (7) : 12
sect. Prememecylon H. Perr., (6) : 420
pseudoangulatum H. Perr., (6) : 448
sect. Pseudokibessia H. Perr., (6) : 416
pseudomyrtiforme H. Perr., (7) : 24
sect. Pseudonaxiandra H. Perr., (6) : 431
pterocarpum H. Perr., (6) : 412, 414
pulvinatum Jac.-Fél., (6) : 425, 431
purpurascens Jac.-Fél., (6) : 421, 422
roboreum Naud., (7) : 40
roboreum auct., (7) : 23
roseum H. Perr., (7) : 18
rubiflorum Jac.-Fél., (6) : 421, 422
sabulosum Jac.-Fél., (7) : 25
sambiranense H. Perr., (6) : 432, 438
sansibaricum Taub., (7) : 46
sessilicarpum A. & R. Fern., (7) : 50
sphaerocarpum auct., (7) : 34
sect. *Spiralocylon* H. Perr., (7) : 45
strumosum Naud., (6) : 423, 424
subcuneatum H. Perr., (7) : 23
subsessile H. Perr., (7) : 4
tenuifolium H. Perr., (6) : 440
tetrapterum Cogn., (6) : 437
thouarsianum Naud., (7) : 8
thouvenotii P. Danguy, (6) : 426
toamasinense Jac.-Fél., (6) : 444, 445
tsaratananense (H. Perr.) Jac.-Fél., (7) : 30
uapacoides Jac.-Fél., (7) : 8
ulopterum DC., (6) : 440
utericarpum Jac.-Fél., (7) : 20
urschii H. Perr., (7) : 49
vaccinioides Jac.-Fél., (7) : 23
verruculosum Brenan, (6) : 401
viguieranum H. Perr., (7) : 40
SPATHANDRA Guill. & Perr.
sect. *Biovulata* Jac.-Fél., (7) : 37
melastomoides (Naud.) Jac.-Fél., (7) : 38
danguyana (H. Perr.) Jac.-Fél., (7) : 38
roborea (Naud.) Jac.-Fél., (7) : 40
lutescens (Naud.) Jac.-Fél., (7) : 44
WARNECKEA Gilg, (7) : 45
amianensis Gilg, (7) : 45
anomala (H. Perr.) Jac.-Fél., (7) : 48
atrovirens Jac.-Fél., (7) : 54
bullata Jac.-Fél., (7) : 52
sect. **Carnosa** Jac.-Fél., (7) : 45
madagascariensis Jac.-Fél., (7) : 49
peculiaris (H. Perr.) Jac.-Fél., (7) : 52
pulviniflora Jac.-Fél., (7) : 56
sansibarica (Taub.) Jac.-Fél., (7) : 46
schliebenii (Mark.) Jac.-Fél., (6) : 399
sessilicarpa (A. & R. Fern.) Jac.-Fél., (7) : 50
trinervis (DC.) Jac.-Fél., (6) : 399
urschii (H. Perr.) Jac.-Fél., (7) : 49

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 1 : 59-66.

Présence du genre *Schrebera* Roxb. (*Oleaceae*) à Madagascar

J. Bosser & R. Rabevohitra

Résumé : Le genre *Schrebera* Roxb. (*Oleaceae*) était jusqu'à présent non signalé de Madagascar. Trois espèces ont été reconnues dans le matériel des Oléacées existant à Paris et à Antananarivo. L'une est *S. trichoclada* Welw., espèce africaine. Les 2 autres sont de nouvelles espèces : *S. orientalis* et *S. capuronii.*

Summary : Till now, the genus *Schrebera* Roxb. (*Oleaceae*) was not known from Madagascar. Three species have been recognised in that area. One is the african species *S. trichoclada* Welw. ; the two other species are new ones : *S. orientalis* and *S. capuronii.*

Jean Bosser, O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
R. Rabevohitra, F.O.F.I.F.A., herb. S.F., Ambatobe, Antananarivo, République malagasy.

Perrier de la Bâthie, dans son traitement des Oléacées de Madagascar et des Comores in Mém. Inst. Sc. Madag., sér. B, 2 (2) : 275-310 (1949) et in H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, 166e fam. (1952), ne retient pas le genre *Schrebera* comme existant à Madagascar. Cependant, 2 récoltes étaient antérieures à 1949, l'une par Perrier lui-même, datant de 1922, l'autre, de 1938, par Humbert. Mais ce matériel n'avait pas été reconnu comme appartenant aux Oléacées et Perrier ne l'avait pas examiné lors de sa première étude. Pourtant, Monachino, en avril 1950, c'est-à-dire avant la parution de la flore, avait correctement attribué l'échantillon de Perrier au genre *Schrebera* comme l'atteste une note sur l'herbier, mais Perrier ne dut pas en avoir connaissance. Plus tard Humbert puis Capuron confirmèrent cette détermination mais ne firent aucune publication. Depuis, plusieurs récoltes de plantes appartenant à ce genre ont été faites par Humbert, Capuron et des agents du Service Forestier.

Dans la famille des Oléacées, le genre *Schrebera* se distingue par ses fleurs hypocratériformes, hétérostylées, à corolle ayant à la base des lobes et dans la gorge du tube des plages de poils claviformes souvent noirâtres ou rougeâtres, par ses fruits piriformes ou oblongs, ± ligneux, capsulaires, à déhiscence loculicide, contenant 4 à 8 graines ailées. Limbe foliaire portant sur les 2 faces ou seulement sur la face inférieure de minuscules glandes circulaires, aisément détachables.

6 espèces étaient connues, 3 d'Afrique, 1 de l'Inde et de Birmanie, 1 de Malaisie et 1 du Pérou.

A Madagascar, ce genre est proche de *Comoranthus* Knobl., genre endémique des Comores et de Madagascar, dont il peut être distingué comme suit :

Schrebera	*Comoranthus*
— Corolle à (4-) 5-7 lobes, portant des poils claviformes seulement à la base des lobes.	— Corolle à 4 lobes, portant des poils claviformes denses sur les 2 faces.
— Étamines insérées au milieu ou au sommet du tube, à connectif non prolongé.	— Étamines insérées à la base du tube, à connectif apiculé.
— Ovaire à style court ou long (hétérostylie) ; plantes vraisemblablement allogames.	— Ovaire à style court ou nul (homostylie) ; plantes autogames.

Les fruits et les graines sont semblables dans les 2 genres. PERRIER pensait que les graines de *Schrebera* étaient exalbuminées, mais, en fait, si l'albumen est parfois peu abondant, il existe toujours.

Les espèces de *Schrebera* existant à Madagascar sont les suivantes :

Schrebera trichoclada Welw.

Trans. Linn. Soc. London, Bot. 27 : 41 (1869). Type d'Angola.

Pour la bibliographie et la synonymie voir F. K. KUPICHA *in* E. LAUNERT, Fl. Zambes. 7 (1), *Oleaceae* : 301 (1983).

Tel qu'il est compris par KUPICHA (*l.c.*) *S. trichoclada* est en Afrique un petit arbre pouvant atteindre 10 m de hauteur, assez variable pour ce qui est de la pilosité des jeunes rameaux et des inflorescences, et de la nervation ± en relief des feuilles. Il est connu de l'Angola, de Tanzanie, du Zimbabwe, du Botswana, de Zambie, du Malawi, du Mozambique et du Zaïre. C'est une plante des savanes boisées sur sol rocheux ou sablonneux.

Parmi le matériel malgache, seul l'échantillon *Perrier 15044*, venant des environs de Mandritsara, a les axes et les feuilles jeunes, les pédicelles et les calices densément pubescents. Le limbe foliaire est plus arrondi à la base mais ceci ne suffit pas à le distinguer de certains échantillons d'Afrique. La plus grande partie du matériel se rapproche de plantes plus glabres, originaires d'Angola, qui avaient auparavant été séparées et décrites sous le nom de *S. golungensis* Welw. Le type nomenclatural de ce taxon est dit stérile par KUPICHA ; signalons qu'il existe à P une part (*Welwitsch 933*) qui porte des fleurs. Ces fleurs sont glabres, à calice tronqué, ne se distinguant pas de celles d'autres échantillons de *S. trichoclada*.

A Madagascar, *S. trichoclada* est un arbre petit à moyen, pouvant atteindre 20-25 m de hauteur et à tronc de 40 cm de diamètre, à écorce lisse, platanoïde, jaune orangé sur tranche, rougissant à l'air. Feuilles simples, pubescentes ou glabres ; limbe elliptique ou ovale, ± atténué ou acuminé au sommet, cunéiforme ou un peu arrondi à la base, 4,5-

10 × 1,5-4 cm ; pétiole long de 0,7-2 cm. Inflorescences glabres ou pubescentes, terminales, en cymes 1 ou 2 fois ramifiées ; dans les cymes terminales, triflores, fleur médiane subsessile à ± pédicellée ; pédoncule long de 3-15 mm. Fleurs blanches, maculées de violet, longues d'environ 2 cm. Calice haut de 3 mm, à 4 lobes arrondis, ciliolés. Corolle (4-) 6 (-7) -lobée ; lobes longs de 4-7 mm ; tube long de 14-16 mm. Étamines incluses ou légèrement exsertes, insérées vers le sommet du tube ; anthères longues de 3 mm. Ovaire à style court (4-5 mm), n'atteignant pas le milieu du tube corollin, ou long (15 mm). Fruit : capsule ligneuse à paroi épaisse, ± piriforme, 4-6 × 2,5-3,5 cm, jaune paille, lenticellée. Graines fertiles 2, ailées, 3,5-4,5 × 1-1,2 cm. Graines stériles 2, plus petites.

C'est un arbre de la végétation tropophile de l'Ouest, remontant dans la région de Mandritsara jusqu'à 700 m d'altitude. Les 2 points principaux de récolte sont les environs d'Antsiranana (Diégo Suarez) et la région de Morondava. La forêt tropophile de l'Ouest ayant souvent disparu, cette espèce est maintenant assez rare mais devrait cependant se trouver dans des vestiges comme par exemple la forêt de l'Ankarafantsika. A Antsiranana elle croît sur des buttes et des escarpements calcaires, alors qu'à Morondava elle a été récoltée sur des sols sablonneux.

Noms vernaculaires : *Vavaloza, Sanaka.*

Matériel malgache étudié : *Capuron 23238 SF*, P.K. 8 de la route Diégo Suarez—Orangea, 24.2.1964 (fl.) ; *23278 SF*, près d'Andrakaka à l'Ouest de Diégo Suarez, 27.2.1964 (fl.) ; *Jaohita 30739 SF*, Andolotsaiky, Mangoaka, Fiv. Antsiranana II, 24.4.1981 (fr.) ; *Perrier de la Bâthie 15044*, environs de Mandritsara, 9.1922 (fl.) ; *Rabevohitra, Abraham & Nasolo 29843 SF*, Marofandilia, Fiv. Morondava, 29.5.1980 (fr.) ; *Rakotosihanaka 30742 SF*, Betahitra, Fiv. Antsiranana II, 11.3.1981 (fr. jeune) ; s. coll. *12740 SF*, Windsor Castle, Diégo Suarez, 27.1.1955 (fl.) et *12742 SF* (fr.) ; *14227 SF*, Montagne des Français, Diégo Suarez, 25.5.1955 (fr.). — Tous P et herb. SF Tananarive.

Schrebera orientalis Bosser & Rabevohitra , *sp. nov.*

Arbor 15-20 m alta. Ramuli compressi, glabri, lenticellis instructi. Folia composita, 5-7-foliolata, 20-25 cm longa ; petiolo 3-4,5 cm longo ; foliola chartacea vel subcoriacea, elliptica, acuminata, basi cuneata, 6-12 cm longa, 2,5-4 cm lata ; petiolulo 0,5-1,2 cm longo. Inflorescentiae terminales, cymosae, multiflorae, 8-15 cm longae, 8-10 cm latae. Calyx 4-lobatus, 2,5-3 mm longus. Corolla (4-) 6 (-7) -lobata, tubo glabro, 6-10 mm longo, lobis obovalibus 3-5 mm longis, basi pilosis. Stamina 2, antheris inclusis, oblongis, 3-4 mm longis. Ovarium 1-1,5 mm altum, truncatum ; stylus glaber, 3 mm longus, apice bifidus. Fructus lignosus, piriformis, 6-7 cm longus, 3 cm diam. Semina 4, alata, ca. 5,5 cm longa.

Type : *Capuron 27716 SF*, environs d'Antafononana, à l'Ouest d'Amboronala (entre Antalaha et Sambava), Madagascar N.E., fl., 16.4.1967 (holo-, P ! ; iso-, herb. SF Tananarive !).

Paratype : *Capuron 18186 SF*, forêt littorale sur sable, au P.K. 154 de la route Tamatave-Maroantsetra (à quelques km au Sud de Soanierana-Ivongo), Madagascar, fr., 2.9.1957 (P ! et herb. SF Tananarive).

Nom vernaculaire : *Voansanaka.*

Arbre à écorce platanoïde. Rameaux ultimes aplatis, à nombreuses lenticelles saillantes. Feuilles 5-7-foliolées, glabres ; pétiole et rachis canaliculés dessus. Folioles à limbe elliptique

ou oblong, atténué ou ± acuminé au sommet, cunéiforme, un peu dissymétrique et parfois un peu décurrent à la base sur le pétiolule ; nervures primaires et secondaires ± saillantes sur la face inférieure ; nervures secondaires anastomosées en arceaux à 1-3 mm des marges ; pétiolules canaliculés. Inflorescences glabres, à axes aplatis, brunâtres ; cymes ultimes triflores, à fleurs sessiles ; bractéoles caduques, ovales, brunes, longues de 1 mm environ. Calice obconique, à 4 lobes arrondis, un peu inégaux, finement verruculeux à l'extérieur et portant de petites glandes circulaires caduques. Corolle longue de 10-12 mm à l'anthèse ; tube subcylindrique, glabre extérieurement et intérieurement ; lobes obovales-arrondis ; base des lobes et gorge du tube portant des poils denses, claviformes, noirâtres sur le sec. Étamines à anthères incluses, insérées vers le 1/4 supérieur du tube ; filet court. Ovaire tronqué au sommet ; style court, long d'environ 3 mm, à stigmate bifide (fleur brévistylée). Fruit piriforme, à paroi ligneuse, épaisse ; surface externe grisâtre et lisse.

La couleur de la fleur n'est pas connue.

Espèce de la forêt côtière de l'Est, sur sables ; connue seulement par 2 récoltes, l'une en fleurs, l'autre en fruits. Bien qu'il y ait une certaine différence de texture entre les feuilles de ces 2 récoltes, la forme et la taille des folioles, les caractères des pétioles et rachis foliaires ainsi que ceux des rameaux, font penser qu'il s'agit de la même espèce.

Cette espèce se distingue de *S. alata* (Hochst.) Welw. d'Afrique par les feuilles et les fleurs. Elle a une certaine ressemblance avec *S. swietenioides* Roxb. d'Asie, mais se distingue par ses fleurs sessiles, ses feuilles et ses inflorescences glabres et par ses anthères plus grandes. *S. kusnotoi* Kostermans, espèce de Bornéo, est un grand arbre à contreforts, à fleurs nettement plus grandes, pubescentes.

Capuron, sur son n° *18186 SF*, indique que *S. orientalis* peut devenir un très grand arbre.

Schrebera capuronii Bosser & Rabevohitra, *sp. nov.*

A S. orientalis *foliis et folioliis minoribus, fructibus obovoideis, minoribus differt.*

Type : *Capuron 22030 SF*, massif calcaire de l'Ankarana, près d'Ambondromifehy, N.O. de Madagascar, fl., 17.2.1962 (holo-, P ! ; iso-, herb. SF Tananarive !).

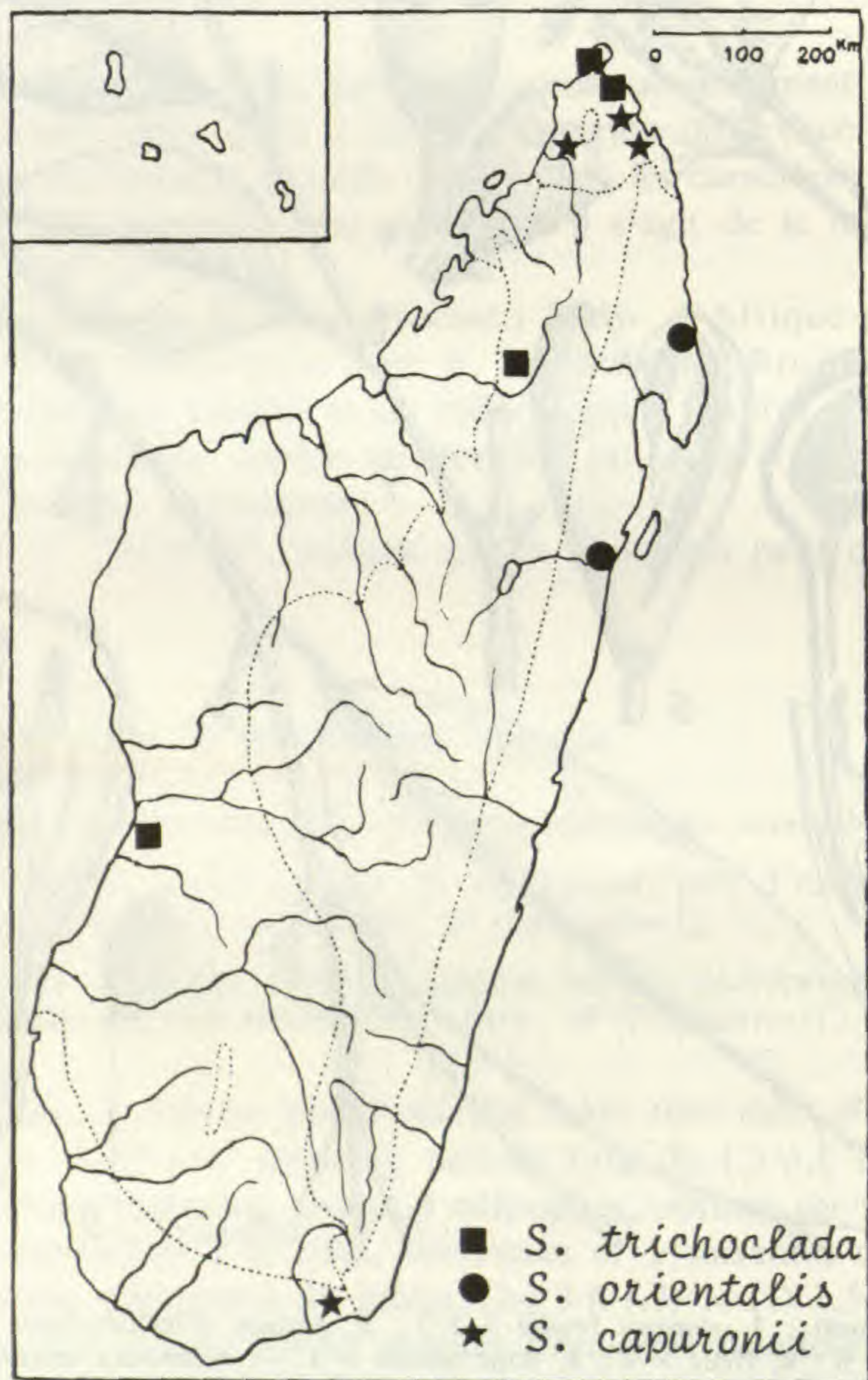
Paratype remarquable : *Capuron 11258 SF*, plateau calcaire de l'Ankarana, près d'Ambondromifehy, N.O. de Madagascar, fr., 4-6.10.1954 (P ! ; herb. SF Tananarive !).

Arbre 8-12 (-20) m, à écorce platanoïde, à bois très dur. Feuilles composées, à 3-7 folioles, longues de 10-20 cm, glabres ; pétiole long de 1,5-3,5 cm, canaliculé dessus ainsi que le rachis ; folioles opposées, ovales à elliptiques, obtuses ou ± rétrécies et subacuminées au sommet, cunéiformes à la base, discolores et ± luisantes dessus, pétiolulées (3-5 mm) à ± subsessiles par décurrence du limbe, (2-) 3-6 (-7) × (1) 1,5-3 (-4) cm ; nervation saillante sur les 2 faces sur le sec ; petites glandes circulaires régulièrement réparties sur les 2 faces ou surtout sur la face inférieure. Inflorescences sur la partie supérieure des rameaux, axillaires et terminales, cymeuses, glabres, pluriflores, longues de 5-10 cm ; cymes ultimes triflores, la fleur médiane sessile, les 2 fleurs latérales pédicellées ou paraissant l'être



Pl. 1. — **Schrebera capuronii** : **1**, rameau feuillé × 2/3 ; **2**, portion d'inflorescence × 2/3 ; **3**, bouton floral, coupe longitudinale × 8 ; **4**, fleur × 4 ; **5**, fruit ouvert × 1. — **Schrebera orientalis** : **6**, feuille × 2/3 ; **7**, détail très grossi de la face inférieure d'une foliole ; **8**, fruit ouvert × 2/3 ; **9**, graine × 2/3. (1, *Capuron 22030 SF* ; 2-4, *Capuron 22400 SF* ; 5, *Capuron 11258 SF* ; 6, *Capuron 27716 SF* ; 7-8, *Capuron 18186 SF*).

car ces fleurs représentent probablement des cymes triflores à fleurs sessiles dont les 2 fleurs latérales sont avortées ; pédoncule long de 2-4 cm. Fleur blanche, à gorge munie de poils bruns. Calice campanulé, long de 2,5-3 mm, glabre, à 4-5 lobes arrondis à tronqués, longs de 0,5-1 mm. Corolle à tube long de 6-9 mm, glabre sauf à la gorge où il porte des poils claviformes bruns ; lobes (5-) 6 (-8), arrondis, étalés, longs de 3-4 mm. Étamines 2, oblongues, longues de 2,5-3 mm, incluses ; filet court, inséré à environ mi-hauteur du tube. Ovaire à 2 côtes, long de 1 mm ; style glabre, allongé, bifide au sommet, juste exsert à l'anthèse (longistylie). Fruit capsulaire, obovoïde, 2,7-3,5 × 1,2-1,5 cm, gardant à la base des vestiges du calice ; paroi lignifiée, mince (1/10-1/8 mm) ; cloison médiane large de 1-2 mm ; surface brun clair, ± lisse, à lenticelles petites ou sans lenticelles. Graines fertiles albuminées, à aile étroitement ovale, longue de 2,2-2,5 cm.



Répartition du genre **Schrebera** à Madagascar.

Arbre connu actuellement dans 2 zones très éloignées l'une de l'autre : dans la forêt tropophile du N.O. : plateaux calcaires de l'Ankarana, collines calcaires de l'Analamera, basses pentes Sud du massif de l'Ankerana au Nord de Vohémar et, dans le S.E., dans les formations de transition entre le bush xérophile et la forêt tropophile entre Amboasary et Fort-Dauphin. Par leurs feuilles de texture plus coriace, les échantillons du Sud diffèrent un peu de ceux du Nord, mais aucun caractère important ne les sépare et, tant que le fruit, dans cette zone, ne sera pas connu, il ne sera pas possible d'en faire un taxon différent. *S. capuronii* fait partie de la forêt tropophile sur substrat sec, essentiellement calcaire.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron 11258 SF*, N.O., plateau calcaire de l'Ankarana, près d'Ambondromifehy, fr., 4-6.10.1954 ; *22030 SF* (type) ; *22387 bis SF*, Sud (extrême limite orientale), pentes moyennes et supérieures (entre 300 et 500 m) du massif du Vohitsiandriana (au S.O. de Fort-Dauphin), 11.1.1963 ; *22400 SF*, Sud (limite orientale), formations de transition entre le bush xérophile et la forêt tropophile, P.K. 488 de la route Amboasary à Fort-Dauphin (aux environs Est de Bevilany), fl., 13.1.1963 ; *27371 SF*, N.O., versant Est du massif de l'Ankerana (partie Sud du massif de Mafokovo), entre 50 et 450 m d'altitude, au Nord de Vohémar, fr., 17.12.1966 ; *Humbert 19229*, collines et plateaux calcaires d'Analamera, vallée de l'Analabe, sous-affluent du Rodo (province de Diégo Suarez), forêt tropophile, alt. 50 m, janv. 1938. — Tous P et herb. SF Tananarive.

Il existe en outre 2 échantillons récoltés par HUMBERT & CAPURON au cours d'une prospection commune, provenant de la forêt ombrophile d'altitude (1600-2000 m) des montagnes de l'Ambohimiravavy, haute Maevarano, au Nord de Mangindrano. Donc dans un domaine géographique et en un milieu écologique très différent. Ces échantillons ont des fruits très proches de ceux de *S. capuronii*. Les feuilles sont à folioles nettement plus grandes, mais leurs caractères, dont la nervation, sont très semblables. Les fleurs sont inconnues. Les éléments dont nous disposons ne permettent pas de dire s'il s'agit d'une forme altitudinale de *S. capuronii* ou d'une espèce différente. CAPURON dit que c'est un grand arbre haut de 25-30 m et de 30-50 cm de diamètre. L'écorce est platanoïde et le bois jaune rougeâtre, très dur. (*Humbert & Capuron 25161 bis*, montagnes au Nord de Mangindrano, haute Maevarano, jusqu'aux sommets de l'Ambohimiravavy (partage des eaux Mahavavy-Androranga : Centre Nord), forêt ombrophile sur latérite de gneiss et transition vers la sylve à lichens, alt. 1800-2000 m, 19 janv.-12 fév. 1951 (P) ; *Capuron 974 SF*, massif de l'Ambohimiravavy, forêt à mousses sur le rebord Ouest du plateau de Marofamamo, vers 1600 m, 3.2.1951 (P et herb. SF Tananarive).

Deux autres échantillons : *Humbert 24034*, vallée inférieure de l'Androranga, affluent de la Bemarivo (N.E.), aux environs d'Antongondriha : Mt Anjenabe ; forêt ombrophile sur gneiss, alt. 500 m ; 3-7.11.1950 ; nom vernaculaire : Hidiny (P) ; *Capuron 27233 SF*, N.O. aux confins de l'Est, massif de Bezavona, entre la Fanambana et la Manambery, pentes inférieures de la rivière Andilana, 13.12.1966 (P), n'ont pu être rattaché avec certitude à une des espèces précédentes. Ces 2 échantillons sont à fruits apparemment non mûrs, à parois lignifiées épaisses. Ils se rapprochent par ce caractère de *S. orientalis*. Les feuilles sont imparipennées à 3-7 folioles coriaces. Ils constituent peut-être un taxon différent.

BIBLIOGRAPHIE

KOSTERMANS, A. J., 1953. — New and Critical Malaysian Plants 1. *Reinwardtia* 2 (2) : 360-362, *tab. 2.*

KUPICHA, F. K., 1983. — *Fl. Zambes.* 7 (1) : 301-305, *tab. 69 A.*

LIBEN, L., 1973. — *Fl. Afr. Cent., Oleaceae* : 2-6, *tab. 1.*

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1952. — *Fl. Madag. et Comores*, 166e famille, Oléacées.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 67-80.

Architecture et tendances évolutives dans le genre *Phyllanthus* (*Euphorbiaceae*)

L. & M. Rossignol

Résumé : Dans le genre *Phyllanthus* un grand polymorphisme caractérise les structures morphologiques actuelles. L'analyse de celles-ci a permis de dresser un schéma de filiation comportant les diverses étapes de deux séries évolutives distinctes. Ce schéma se veut un résumé du déroulement des phénomènes qui ont eu lieu au cours du temps. Une approche expérimentale de la compréhension de mécanismes impliqués dans la phylogenèse de l'appareil végétatif de ces plantes paraît tout à fait possible.

Summary : A high polymorphism of present morphological structures characterizes the genus *Phyllanthus*. The analysis of these structures permits to set up a scheme of relation ships concerning the various stages of two distinct evolutionary lines. The scheme purports to be a summary of phenomena which occured successively in the course of time. An experimental approach to understand mechanism implicated in the phylogeny of the vegetative apparatus of these plants seems to be quite feasible.

Line & Martial Rossignol, Université Paris-Sud, Laboratoire de Botanique II, Bât. 360, 91405 Orsay Cedex, France.

I. INTRODUCTION

Le genre *Phyllanthus* s'est révélé particulièrement intéressant pour illustrer, chez les végétaux supérieurs, les divers niveaux d'expression du polymorphisme. Celui-ci peut, en effet, se traduire dans l'ensemble du genre au niveau de l'analyse des structures morphologiques et des numérations chromosomiques (Bancilhon, 1971 ; G. Mangenot et al., 1977). Il se traduit également au niveau de différentes unités systématiques et particulièrement de « l'espèce » qui peut s'avérer être en pleine évolution : par exemple chez les complexes *odontadenius* (Tran-Ha & Bancilhon, 1976 ; Tran-Ha et al., 1976 ; Brunel & Roux, 1981*a*, 1984) et *urinaria* (Haïcour, 1983, 1984*a*, *b* ; L. Rossignol et al., 1984). Chez l'individu, on le trouve également au niveau de ses diverses parties (Bancilhon, 1969) jusqu'à l'échelon intracellulaire, voire même moléculaire.

Le but de cet article est de décrire, dans la construction des *Phyllanthus*, la diversité des structures morphologiques actuelles. L'enchaînement de celles-ci conduira à distinguer dans l'architecture du genre les tendances évolutives que nous y avons reconnues. Nous pensons qu'elles permettent très vraisemblablement de concrétiser le déroulement de certaines étapes de l'histoire de ces végétaux.

II. PRÉSENTATION DU MATÉRIEL VÉGÉTAL

Le genre *Phyllanthus* est essentiellement pantropical, comprenant des taxons propres à tous les continents (africain, asiatique, australien ou américain) ainsi que de remarquables endémiques insulaires (surtout à Madagascar, Cuba, Nouvelle-Calédonie).

Il est numériquement l'un des plus importants de la vaste famille des Euphorbiacées, avec plus de 700 espèces.

Celles-ci présentent des types biologiques très variés appartenant à presque toute la gamme définie par RAUNKIAER : phanérophytes (petits arbres, arbustes pouvant être lianescents, arbrisseaux, grandes herbes pérennes) ; chaméphytes (ligneux ou herbacés) sûrement très nombreux ; quelques hémicryptophytes assez exceptionnels (*P. rouxii* Brunel, BRUNEL, 1980) ; et relativement peu de thérophytes indiscutables (qui achèvent obligatoirement leur cycle en moins d'un an). Concernant l'adaptation à la vie aquatique, plusieurs espèces peuvent vivre dans des stations inondables et supporter une immersion partielle. Cependant deux d'entre elles seulement, *P. leonardianus* Lis. Mal. & Sym. (Afrique centrale) et *P. fluitans* Benth. ex Muell. Arg. (Amérique du Sud tropicale) sont mentionnées comme étant des hydrophytes stricts (LISOWSKI et al., 1974 ; RAYNAL-ROQUES, 1981).

La distinction entre ligneux et herbacés, évidente lorsqu'il s'agit d'espèces complètement ligneuses ou de thérophytes entièrement herbacés, n'est pas toujours aussi aisée car il existe de nombreuses situations intermédiaires entre ces deux catégories de plantes. Les ligneux, dans l'ensemble du genre, sont indiscutablement très majoritaires. Cette donnée est apportée par la consultation de diverses flores (Asie tropicale, Malaisie, Australie, Nouvelle-Calédonie, Madagascar, Caraïbes, Amérique et Afrique tropicales) (G. MANGENOT et al., 1977).

Le polymorphisme du genre porte aussi sur des traits morphologiques du système aérien : structure de l'appareil caulinaire et floral (caractéristiques de la fleur et de ses diverses parties, du fruit et de la graine, parfois de l'inflorescence).

Sans négliger l'étude sur matériel d'herbier que nous avons réalisée au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et les renseignements apportés par ceux qui ont travaillé sur la classification de ce genre (en particulier PAX & HOFFMANN, 1931 ; WEBSTER, 1956-58 ; BRUNEL, 1975 ; AIRY SHAW, 1980 ; SMITH, 1981 ; BRUNEL & ROUX, 1981*a* et *b*, 1984, 1985), notre apport dans l'analyse du polymorphisme au niveau de l'ensemble du groupe est dû, pour une large part, à notre souci d'effectuer, autant que faire se pouvait, nos observations sur du matériel vivant. 79 espèces ont servi de matériel de base. Des observations ont pu être faites directement dans la nature, mais la partie la plus importante de notre travail a été réalisée sur du matériel cultivé dans des serres tropicalisées du laboratoire de Morphogénèse végétale expérimentale et en général issu de graines, plus rarement de boutures. Pour certains *Phyllanthus* ayant une existence limitée (les thérophytes tout spécialement), et ce, afin de conserver notre matériel, nous avons dû procéder périodiquement (environ tous les mois) à une multiplication végétative. On prélève des portions d'axes que l'on fait raciner dans un récipient en verre rempli d'eau. On obtient ainsi un clone que l'on est arrivé à

maintenir, en particulier pour les espèces thérophytiques en notre possession, pendant plusieurs années.

L'échantillon des 79 espèces que nous avons étudiées, comprenant 42 ligneux et 37 herbacés, n'est pas représentatif de l'ensemble du genre ; il est surchargé en herbacés. Cela est lié essentiellement au fait qu'il est plus facile de récolter, dans la nature, les graines d'une herbacée rudérale que celles d'un *Phyllanthus* ligneux.

La grande prépondérance des ligneux est cependant mise en évidence dans notre échantillon par l'indication suivante : les espèces recueillies appartiennent à 21 des 30 sections distinguées par WEBSTER (1956-1958) ; or, parmi ces 21 sections, 14 sont exclusivement composées de ligneux, 2 autres comprennent à la fois des ligneux et des herbacés et 5 sections seulement ne rassemblent que des herbacés.

III. ARCHITECTURE : DIVERSITÉ ET TENDANCES ÉVOLUTIVES

WEBSTER (1956) en se basant sur l'examen des *Phyllanthus* des West-Indies avait reconnu, dans le genre, quatre classes correspondant aux 4 types architecturaux aériens suivants :

— Une architecture primitive « non spécialisée », dans laquelle tous les rameaux sont équivalents et portent, suivant une phyllotaxie spiralée (type I), ou distique (type II), des feuilles assimilatrices toutes semblables et des fleurs (sous-genre *Isocladadus*) ; entre ces deux types existent d'ailleurs des termes de transition.

— Une architecture évoluée (type IV) dans laquelle l'appareil caulinaire est différencié en rameaux longs, dressés, à croissance indéfinie, portant des feuilles réduites à des écailles (« cataphylles ») et, à l'aisselle de celles-ci, des rameaux courts, horizontaux, à phyllotaxie distique, qui peuvent abriter des fleurs. Ces deux types d'axes caractérisent le « port phyllanthoïde » commun, avec des modulations variées, à la plupart des *Phyllanthus*.

— Enfin, entre les types I et II, d'une part, et le type IV, d'autre part, WEBSTER distingue une architecture intermédiaire (type III : sous-genre *Botryanthus*) dans laquelle existe déjà une différenciation en rameaux principaux dressés et rameaux latéraux florifères mais ces derniers ont, à leur émission, une phyllotaxie spiralée, précédant l'installation plus ou moins rapide de la phyllotaxie distique, et peuvent porter des ramifications parfois aux mêmes aisselles que les fleurs.

Pour préciser ces données et essayer d'en dégager les principales tendances, nous avons suivi une démarche qui se distingue de celle de WEBSTER plus spécialement en deux points.

Tout d'abord, nous avons surtout pris pour références les structures morphologiques des *Phyllanthus* de notre collection qui sont des espèces différentes pour la plupart de celles utilisées par WEBSTER.

Ensuite, l'observation de l'appareil végétatif aérien de certains *Phyllanthus* (tels que *P. odontadenius* Muell. Arg., Pl. 3, *C*), appartenant au type IV de WEBSTER, laisse apparaître, à l'évidence, une construction à partir de deux types d'axes bien distincts : les uns, dressés, à phyllotaxie rayonnante — les *axes orthotropes* (AO) —, les autres, produits par eux, sub-

horizontaux et à phyllotaxie distique — les *axes plagiotropes* (RP) —. Or ces derniers, par leur croissance limitée, leur caducité, et leurs deux rangées de feuilles étalées dans un même plan, rappellent à s'y méprendre des feuilles composées (« *rameaux phyllomorphes* »). Cette structure singulière, au demeurant mieux adaptée pour l'assimilation chlorophyllienne qu'un axe dressé, peut être interprétée comme une étape d'un phénomène de bilatéralisation, si bien mis en évidence par EMBERGER (1960, 1971) dans l'évolution au cours des temps géologiques de la structure des végétaux vasculaires de tous les groupes systématiques. Une feuille, les documents fossiles le montrent, est le point d'aboutissement de ces processus de foliarisation.

La prise en compte de ces données nous a permis de mettre en évidence, dans l'architecture aérienne du genre *Phyllanthus*, des espèces présentant des structures qui, curieusement et avec diverses modalités, marquent les étapes d'une telle évolution (Pl. 1).

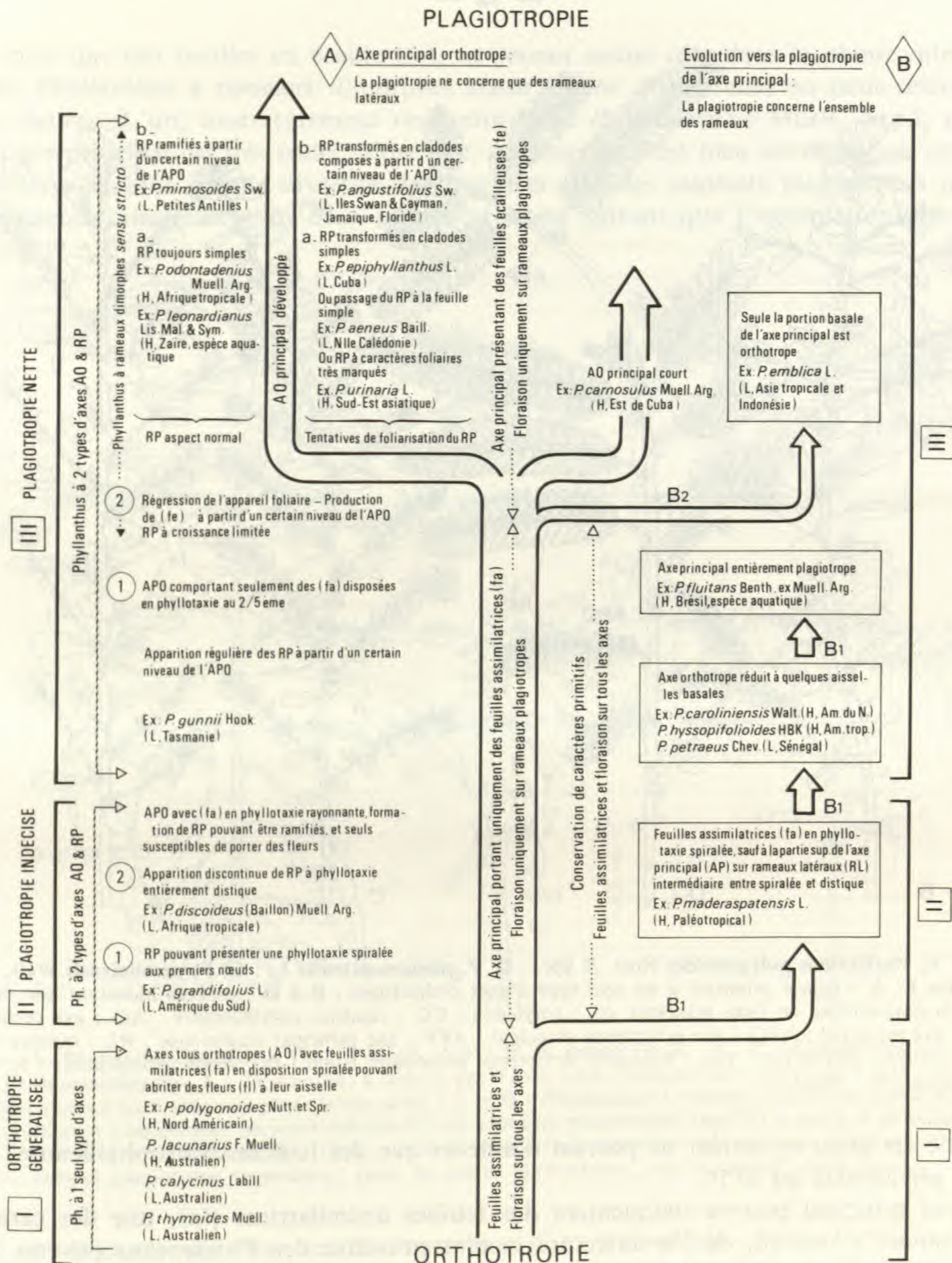
Il existe, en effet, des *Phyllanthus* à rameaux semblables (*Phyllanthus* à un seul type d'axes), tous orthotropes (AO), avec feuilles assimilatrices (fa) pouvant abriter des fleurs (fl) à leur aisselle. C'est le cas aussi bien de ligneux (*P. calycinus* Labill. ou *P. thymoides* Muell. Arg. par exemple) que d'herbacés comme *P. polygonoides* Nutt. & Spr. (Pl. 2, *A*) ou de *P. lacunarius* F. Muell. Ce sont les *Phyllanthus* présentant le niveau le plus primitif d'organisation (niveau I, Pl. 1), sur lesquels les phénomènes de bilatéralisation, de foliarisation n'ont pas eu de prise.

A partir de structures de ce type, ces processus sont intervenus manifestement de deux façons différentes déterminant deux grandes séries évolutives. Dans un cas, A, ils intéressent seulement des axes latéraux, la plante conservant des axes à structure entièrement orthotrope (l'axe principal notamment) ; dans un autre, B, tous les axes sont touchés plus ou moins tôt par la bilatéralisation (Pl. 1).

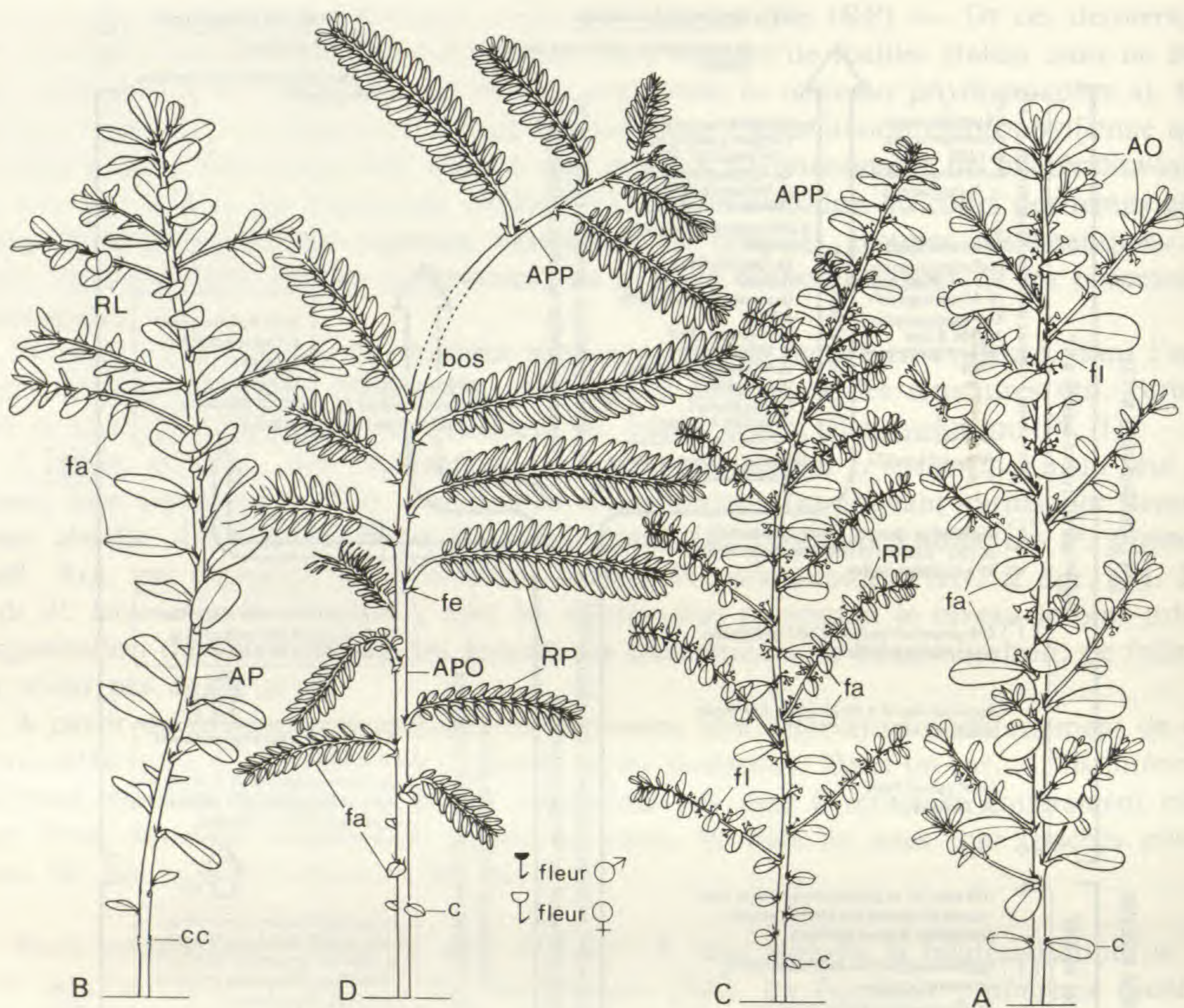
Nous envisageons d'abord la série évolutive A chez laquelle la bilatéralisation ne concerne que des rameaux latéraux dits plagiotropes (RP). La floraison y intéresse exclusivement des axes de ce type. Chez certaines espèces, proches sous ce rapport de formes primitives, ces axes plagiotropes peuvent présenter encore une phyllotaxie spiralée à leur base (*P. grandifolius* L.), ou bien leur position sur la tige orthotrope peut ne pas être très bien définie (*P. discoideus* (Baill.) Muell. Arg., Pl. 3, *A*). De plus, leur croissance n'est pas limitée et ils sont souvent ramifiés. Dans le même temps, l'axe orthotrope principal (APO) conserve durant toute sa morphogenèse des feuilles chlorophylliennes (fa) disposées en phyllotaxie rayonnante et pourvues toujours au moins d'un bourgeon orthotrope latent (bos). Ces espèces font partie d'un niveau plus évolué d'organisation, le niveau II (II 1 et II 2) qui, par rapport au niveau I, inclut des *Phyllanthus* pourvus de deux types d'axes : axes orthotropes (AO) et rameaux plagiotropes (RP) avec, pour ces derniers, une plagiotropie encore souvent indécise.

La structure de *P. gunnii* Hook., par exemple (Pl. 3, *B*), marque une nouvelle étape qui nous permet d'accéder au niveau III d'organisation, caractérisé par une différenciation encore plus poussée entre les deux types d'axes puisque la plagiotropie est désormais toujours nettement acquise.

Chez les *Phyllanthus* possédant la structure de *P. gunnii* (niveau III 1), les rameaux plagiotropes (RP), toujours à développement important, apparaissent maintenant régulièrement à toutes les aisselles de l'axe orthotrope principal (AOP) (ceci à partir d'un certain



Pl. 1. — **Tendances évolutives dans le genre Phyllanthus** : **A**, tendance évolutive où l'évolution vers la plagiotropie ne concerne que des rameaux latéraux, l'axe principal restant toujours orthotrope ; **B**, tendance évolutive où l'axe principal est lui aussi ± touché par la plagiotropie qui tend à se généraliser sur tous les axes ; **I, II, III**, différents niveaux d'organisation observés. Le niveau I correspond aux *Phyllanthus* de type primitif à un seul type d'axes. Ensuite, deux autres niveaux comportant chacun deux types d'axes, peuvent être notés, sur chacune des deux tendances évolutives A ou B, suivant que la plagiotropie est encore indécise (niveau II) ou absolument nette (niveau III). Au niveau III la tendance évolutive A se subdivise en deux cas de figures. (L : ligneux ; H : herbacé ; AO : axe orthotrope ; AP : axe principal ; RL : rameau latéral ; APO : axe orthotrope principal ; RP : rameau plagiotrope ; fa : feuille assimilatrice ; fe : feuille écailleuse ; fl : fleurs).

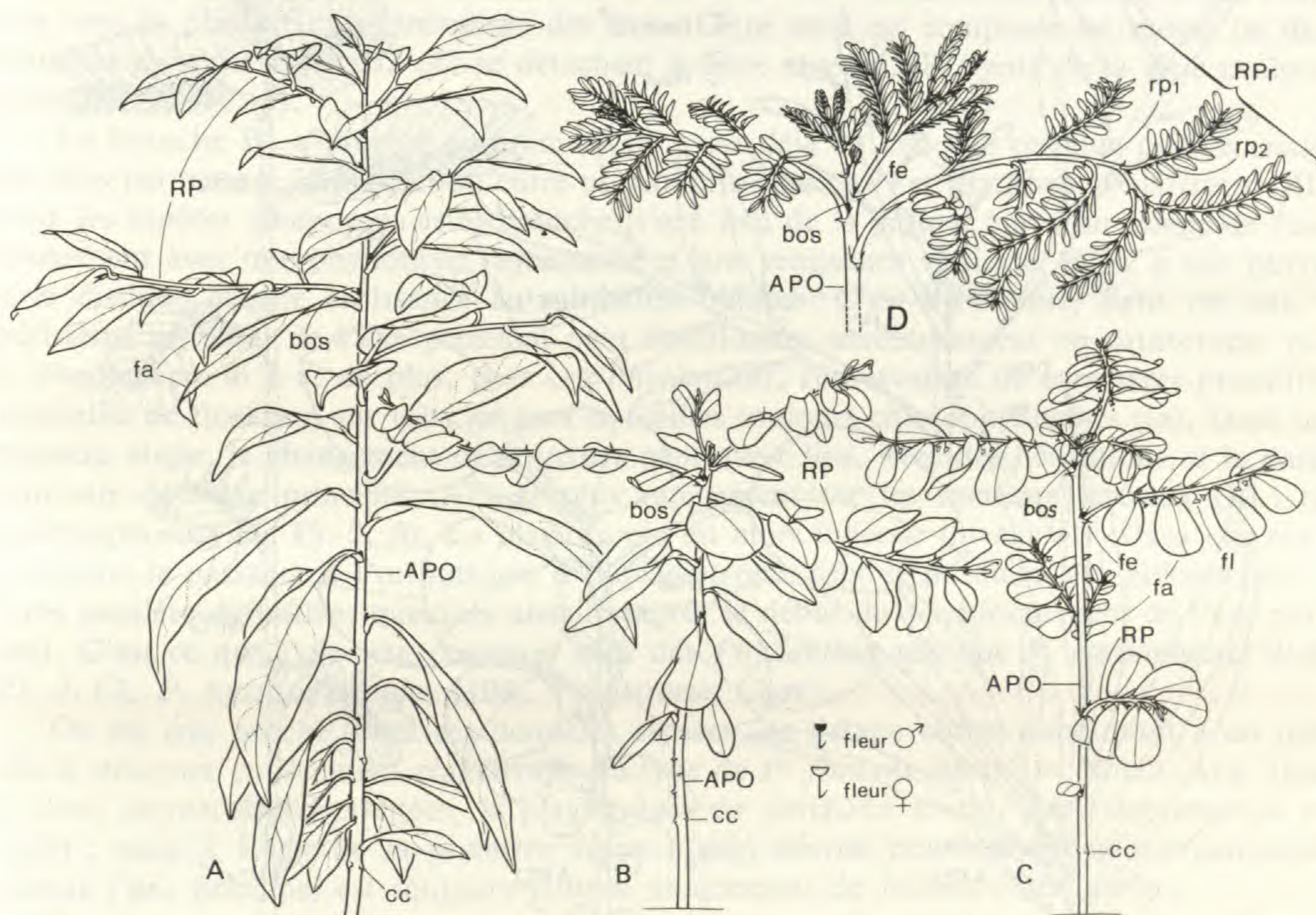


Pl. 2. — **A, Phyllanthus polygonoides** Nutt. & Spr. ; **B, P. maderaspatensis** L. ; **C, P. caroliniensis** Walt. ; **D, P. emblica** L. A : espèce primitive à un seul type d'axes orthotropes ; B à D : espèces montrant une évolution vers la plagiotropie de l'axe principal. (C : cotylédon ; CC : cicatrice cotylédonaire ; AO : axe orthotrope ; AP : axe principal ; APO : axe orthotrope principal ; APP : axe principal plagiotrope ; RL : rameau latéral ; RP : rameau plagiotrope ; bos : bourgeon orthotrope secondaire latent ; fa : feuille assimilatrice ; fe : feuille écailleuse ; fl : fleur).

niveau de cet axe), ce dernier ne portant d'ailleurs que des feuilles chlorophylliennes, disposées en phyllotaxie au 2/5^{e}.

L'axe principal pourvu uniquement des feuilles assimilatrices (fa), une des caractéristiques, nous l'avons vu, de l'architecture la plus primitive des *Phyllanthus* (niveau I), qui s'était conservée dans la série évolutive A, durant toutes les étapes jusqu'à présent envisagées, disparaît enfin dans l'étape ultérieure que nous allons décrire et qui correspond au niveau III 2. Cette étape représente le type d'organisation à la fois le plus évolué et le plus représenté dans le genre. Elle comprend une grande diversité de structures morphologiques qui ont toutes en commun le fait que les axes plagiotropes (RP), plus souvent non ramifiés, outre qu'ils sont les seuls à porter les fleurs (fl), ont toujours une croissance limitée ; ils sont produits par un axe orthotrope principal (APO) qui, à partir d'un certain niveau, ne

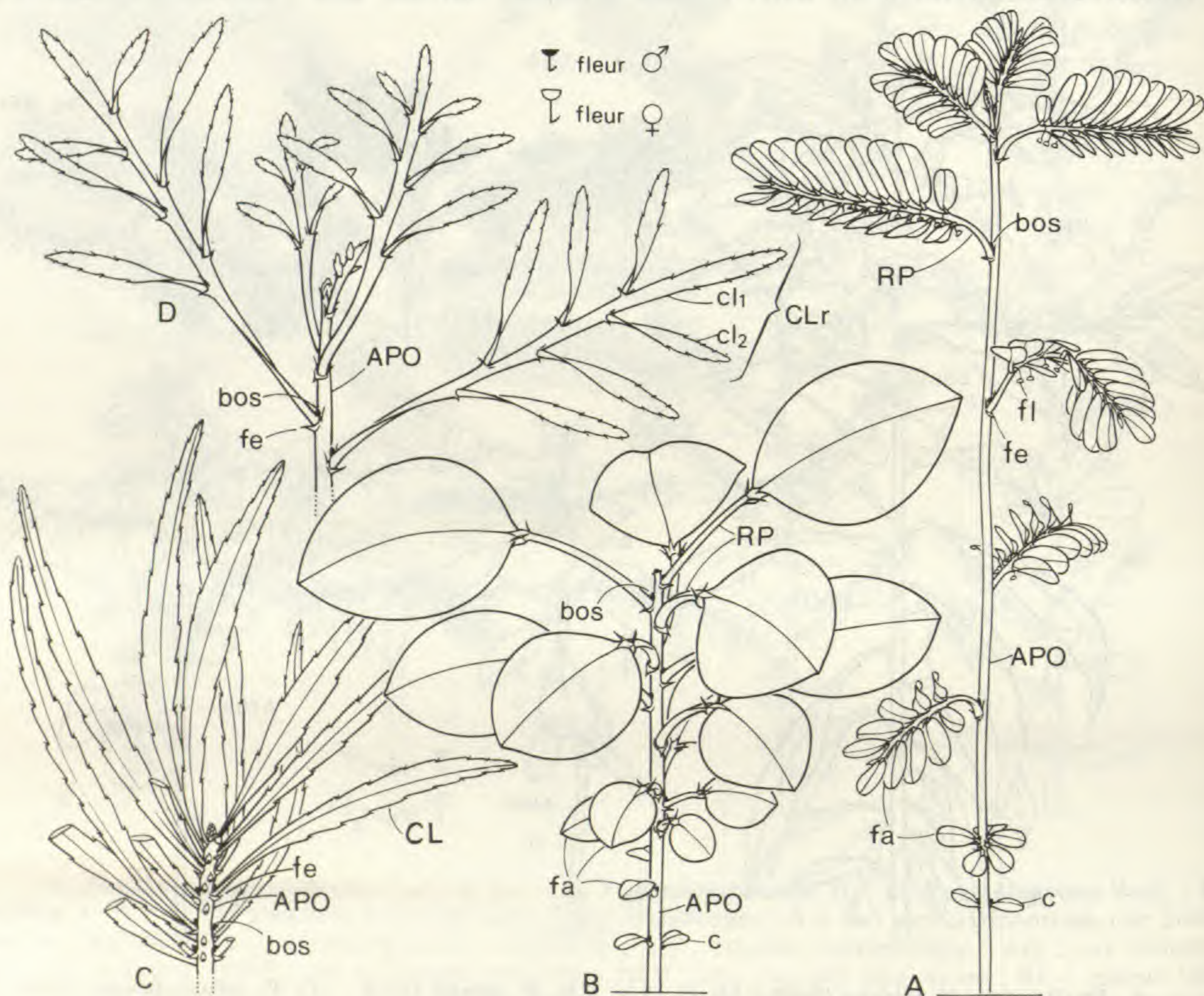
forme plus que des feuilles en écaille (fe), ne jouant aucun rôle dans la photosynthèse. Ce sont les *Phyllanthus* à rameaux dimorphes *sensu stricto*. Parmi eux, on peut relever deux cas de figures. L'un, assez rarement rencontré (type *P. carnosulus* Muell. Arg.), où l'axe orthotrope principal est très court, alors que, en général, il est bien développé. C'est là que l'on observe la plus grande diversité de structures chez les rameaux plagiotropes que l'on peut classer arbitrairement en deux grands groupes, suivant que l'assimilation chlorophyl-



Pl. 3. — **A, Phyllanthus discoideus** (Baill.) Muell. Arg. ; **B, P. gunnii** Hook. ; **C, P. odontadenius** Muell. Arg. ; **D, P. mimosoides** Sw. A : *Phyllanthus* à deux types d'axes mais à plagiotropie indécise ; B à D : *Phyllanthus* à deux types d'axes avec une plagiotropie nette ; C et D : *Phyllanthus* à rameaux dimorphes *sensu stricto* mais avec rameaux plagiotropes toujours simples (C) ou rameaux plagiotropes ramifiés à partir d'un certain niveau de l'axe orthotrope principal (D). (RPr : rameau plagiotrope ramifié ; rp1 : rameau plagiotrope primaire ; rp2 : rameau plagiotrope secondaire ; pour les autres abréviations, voir la légende de la Pl. 2).

lienne est assumée par des feuilles normales d'un axe simple (type *P. odontadenius*, Pl. 3, *C*, RP) ou quelquefois ramifié (type *P. mimosoides* Sw., Pl. 3, *D*, RPr) ou bien qu'elle est dévolue à l'axe lui-même, cladodifié, mais ne portant plus que des feuilles écailles. Dans le premier de ces groupes, chez certaines espèces, la bilatéralisation de l'axe se marque au niveau anatomique ; par exemple, le rameau plagiotrope de *P. urinaria* L. (Pl. 4, *A*) présente un système vasculaire bilatéral comme un rachis et reproduit une feuille composée. Il en est de même chez *P. aeneus* Baill. (Bancilhon, 1972) où, en outre, certains rameaux portent une feuille unique en terminaison de l'axe, de telle sorte que celui-ci fait

tout à fait figure de pétiole portant un limbe (Pl. 4, *B*). On pourrait attribuer la valeur morphologique de feuille simple au rameau plagiotrope (RP) de *P. aeneus*, de feuille composée au rameau plagiotrope (RP) de *P. urinaria* (d'autant que celui-ci présente, comme certaines feuilles dans d'autres groupes systématiques, des réactions de sensibilité conduisant à des positions de sommeil), s'ils n'étaient pas à l'aisselle d'une feuille (fe), il est vrai par-



Pl. 4. — **A, Phyllanthus urinaria** L. ; **B, P. aeneus** Baill. ; **C, P. epiphyllanthus** L. ; **D, P. angustifolius** Sw. A à D : diverses tentatives de foliarisation de rameaux plagiotropes chez des *Phyllanthus* à rameaux dimorphes *sensu stricto*. (CL : cladode ; CLr : cladode composé ; cl1 : cladode primaire ; cl2 : cladode secondaire ; pour les autres abréviations, voir la légende de la Pl. 2).

fois très réduite, et s'ils ne portaient pas les fleurs. Mais on connaît des *Phyllanthus* (*P. muellerianus* (O. Ktze.) Exell, par exemple) produisant des rameaux courts issus du développement des bourgeons axillaires latents (bos), où existent deux types de ramifications plagiotropes, les unes mimant des feuilles composées jusque dans la présence à leur base d'un renflement correspondant à la zone d'abscission, mais néanmoins dont l'anatomie est à symétrie axiale, les autres seules florifères sur la plante et à feuilles réduites.

Dans le deuxième groupe, les rameaux plagiotropes sont devenus des cladodes. Ce sont eux les sites de la photosynthèse, toutes les feuilles de l'axe orthotrope principal et des

rameaux plagiotropes étant réduites à des écailles (fe), excepté dans les premiers stades du développement de ces végétaux. Ces cladodes peuvent être le plus souvent simples (*P. epiphyllanthus* L., Pl. 4, *C*) ou composés au moins à partir d'un certain rang sur l'axe orthotrope (*P. angustifolius* Sw., Pl. 4, *D*, CLr).

Reste à considérer maintenant la série évolutive B dans laquelle les processus de foliarisation, intervenant plus ou moins tôt sur l'ensemble des rameaux, conduisent à une évolution vers la plagiotropie généralisée des axes. Cette série est composée au moins de deux branches appelées B1 et B2 qui se détachent à deux niveaux différents de la série évolutive principale A (Pl. 1).

La branche B1 a divergé au moment où avait déjà eu lieu une certaine différenciation des axes permettant la distinction entre un axe principal (AP) et des rameaux latéraux (RL). Pour les espèces composant cette branche, l'axe issu de la graine, après un temps de fonctionnement avec une phyllotaxie rayonnante et une croissance verticale, passe à une phyllotaxie distique et une croissance au minimum oblique. C'est-à-dire que, dans ces cas, le méristème terminal de l'axe principal peut fonctionner successivement en orthotrope, puis en plagiotrope. Il y a, de plus, chez ces *Phyllanthus*, conservation de caractères primitifs : possibilité de floraison sur tous les axes et feuilles toujours chlorophylliennes (fa). Dans une première étape, le changement de structure peut avoir lieu, avec des hésitations, à la partie terminale de l'axe principal (AP) et plus rapidement sur les rameaux latéraux (RL) (*P. maderaspatensis* L., Pl. 2, *B*). La plagiotropie est alors indécise (niveau II). Dans une étape ultérieure, le passage de l'orthotropie à la plagiotropie peut se produire très précocement et d'une manière définitive, quelques aisselles après le début du fonctionnement de l'axe principal. C'est ce que l'on peut constater chez des *Phyllanthus* tels que *P. caroliniensis* Walt. (Pl. 2, *C*), *P. hyssopifolioides* HBK, *P. petraeus* Chev.

On est très proche, chez ces dernières espèces, de l'étape ultime conduisant à un individu à structure entièrement plagiotrope du type de *P. fluitans* Benth. ex Muell. Arg. Dans les deux dernières étapes citées, la plagiotropie est nette. Le niveau III d'organisation est atteint ; mais il s'agit de la première étape 1 déjà décrite pour ce niveau d'organisation puisque l'axe principal est toujours pourvu uniquement de feuilles assimilatrices.

On doit mettre à une place à part le type de construction rencontré chez *P. emblica* L. (Pl. 2, *D*) qui représente pour nous la branche B2. Celle-ci se détache de la série évolutive A plus tardivement que la branche B1 et à un niveau plus avancé d'organisation qui correspond cette fois-ci à l'étape 2 du niveau III. Chez ce *Phyllanthus*, en effet, le passage de l'orthotropie (APO) à la plagiotropie (APP) (port oblique et phyllotaxie distique) survient assez tardivement sur un axe principal qui, après quelques aisselles, ne forme plus que des feuilles écailleuses (fe), les feuilles assimilatrices (fa) étant pour l'essentiel portées par des axes secondaires, typiquement plagiotropes (RP).

IV. CONCLUSIONS ET DISCUSSION

En premier lieu, quelle correspondance peut-on établir entre les 4 types architecturaux définis par WEBSTER et les niveaux d'organisation (Pl. 1) que nous avons reconnus dans la construction des *Phyllanthus* ?

Notre analyse nous a amenés à adopter le même point de départ que cet auteur, c'est-à-dire que le niveau d'organisation I le plus primitif est en concordance exacte avec le type I de WEBSTER.

Le type II de WEBSTER rassemble des *Phyllanthus* qui font partie de la branche B1 de la série évolutive B, à l'exception toutefois de ceux de la première étape tels que *P. maderaspatensis* qui constituent pour cet auteur des structures de transition entre les types I et II.

Le type III de WEBSTER correspond aux espèces présentant le niveau d'organisation II et la première étape 1 du niveau III de la série évolutive principale A.

Quant au type IV de WEBSTER qui rassemble la majorité des *Phyllanthus*, il comprend toutes les espèces de la deuxième étape 2 du niveau III de la série évolutive A et la branche B2 de la série évolutive B.

On se rend compte que le schéma de filiation des structures que nous avons dressé est en accord avec le classement établi par WEBSTER à la différence près que ce dernier n'a pas distingué les deux modalités différentes d'acquisition de la plagiotropie qui constituent les deux tendances évolutives A et B mises en évidence.

Il est intéressant de mentionner que certains des modes de croissance observés par nous chez les *Phyllanthus* (Pl. 1) coïncident avec certains des « modèles » définis par HALLÉ et appliqués par HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON (1978) aux arbres tropicaux. Ainsi, les espèces les plus primitives (niveau I), pourvues uniquement d'axes orthotropes, sont construites selon le *modèle d'Attims*. Les *Phyllanthus* de la série évolutive A comprenant deux types d'axes bien distincts obéissent au *modèle de Roux* (si la plagiotropie est encore indécise, niveau II) ou au *modèle de Cook* (si la plagiotropie est nette et s'il y a eu régression de l'appareil foliaire sur l'axe orthotrope principal, niveau III 2. Ceux faisant partie des deux dernières étapes de la branche B2 dont l'axe principal passe très tôt de l'orthotropie à la plagiotropie correspondent au *modèle de Troll*.

Les structures morphologiques de la planche 1 qui ne répondent pas exactement à un modèle précis peuvent tout de même être rattachées à l'un d'entre eux. Ainsi les espèces construites comme *P. maderaspatensis* (1re étape de B1), *P. emblica* (B2) ou *P. gunnii* (III 1, série A) peuvent être interprétées comme des termes de transition pouvant faire passage soit au modèle de Troll, soit, pour le dernier *Phyllanthus* cité, au modèle de Cook (BRUNEL, 1975).

Il est bien évident, pour nous, qu'il n'est pas question, dans l' « arbre phylogénétique » que nous avons tracé, de représenter des filiations entre les espèces actuellement existantes qui y sont mentionnées. Il s'agit uniquement de successions vraisemblables, au cours du temps, de structures morphologiques dont les espèces citées sont actuellement porteuses.

Cette remarque est d'autant plus nécessaire que nous avons été conduits à mélanger, indifféremment, dans notre schéma de filiation (Pl. 1), plantes ligneuses et herbacées. Toutes sont arrivées actuellement à matérialiser le phénomène de foliarisation. Mais ce sont tout de même les *Phyllanthus* ligneux et, par eux, ceux qui sont endémiques insulaires de surcroît, qui exhibent les structures de rameaux plagiotropes les plus originales sous ce rapport : pseudo-feuille simple chez *P. aeneus*, simple et peltée chez *P. peltatus* Guill., cladodes chez les *Xylophylla*, par exemple. Tout se passe comme si l'existence de ces structures singulières avait été révélée, à la faveur d'un isolement très ancien, permettant l'expression de potentialités évolutives particulières.

Notons aussi que la condition ligneuse est très générale dans le genre *Phyllanthus* et

l'état herbacé peu fréquent ; que les ligneux affirment leur prépondérance dans des biotopes naturels alors que les herbacées abondent dans des milieux anthropiques, variés et instables.

Le problème des relations phylogénétiques entre ces deux groupes est donc posé mais il faut tenir compte dans ce domaine de la très forte présomption d'antériorité phylogénétique des ligneux sur les herbacés, notion généralement admise chez les Angiospermes et qui se dégage aussi dans le genre *Phyllanthus* (G. MANGENOT et al., 1977).

D'autres considérations peuvent être apportées par l'étude de ce genre.

L'analyse des structures et l'enchaînement phylogénétique vraisemblable de celles-ci apporte une confirmation nouvelle, nous semble-t-il, aux conclusions émises par EMBERGER (1960) concernant la généralité des phénomènes de foliarisation chez l'appareil végétatif aérien des plantes supérieures. Existe-t-il, chez les Phanérogames, d'autres genres où on puisse ainsi avoir, en quelque sorte, sous la main, des séries de structures illustrant le phénomène évolutif dans la diversité des modalités de son cheminement conduisant à la bilatéralisation ? Peut-être, sous certains aspects, peut-on rapprocher ces faits de ceux observés chez des Sélaginelles (NOZERAN & ESPAGNAC, 1975) avec cette différence que, chez ces plantes, le système souterrain est, lui aussi, impliqué.

La simple observation de l' « arbre phylogénétique » (Pl. 1) laisse apparaître que certains types de structures représentent apparemment des « culs de sac » de l'évolution (en particulier parmi les *Phyllanthus* de la série B) alors que les structures de la série A constituent les plus favorisées de l'évolution, pouvant répondre aux appels d'exigences écologiques plus diverses. Elles nous paraissent être encore susceptibles de donner naissance à de nouvelles constructions morphologiques.

L'analyse, chez quelques espèces de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes bien tranchés (appartenant au niveau d'organisation III 2, BANCILHON, 1969), des phénomènes qui concernent l'individu et qui déterminent le « mouvement » morphogénétique de celui-ci, peut nous éclairer sur des processus qui sont intervenus à certains niveaux de la phylogenèse de l'appareil végétatif de ce genre. On a montré, en effet, que le méristème de l'axe orthotrope a un rôle organisateur ; il détermine, sur les ébauches d'axes, mises en place à la suite de son fonctionnement, une orientation vers une morphogenèse plagiotrope. Suivant le stade atteint par ces ébauches, c'est-à-dire suivant le temps d'exposition plus ou moins long à l'action organisatrice, on peut obtenir des rameaux plagiotropes, des structures intermédiaires entre orthotropes et plagiotropes, enfin des orthotropes (BANCILHON, 1969).

Il s'agit, bien entendu, de faits relevés chez des *Phyllanthus* à rameaux dimorphes bien tranchés. La détermination plagiotrope n'existe évidemment pas chez les espèces entièrement orthotropes (niveau I). Elle a une autre origine chez celles où la plagiotropie tend à se généraliser sur tous les axes et que nous avons rangées dans la série évolutive B. Dans ce cas, le rôle organisateur vers la plagiotropie n'est pas dévolu au méristème orthotrope puisqu'il est lui-même touché par la transformation, mais à d'autres portions de la plante, peut-être à des actions cumulées de feuilles arrivées à un certain stade de fonctionnement.

A propos des feuilles, on peut dire qu'elles interviennent à des niveaux très divers du fonctionnement de l'individu et que, de plus, au cours de leur ontogénèse, l'activité qu'elles exercent peut être très différente voire même opposée (BANCILHON, 1969).

Ainsi, outre leur action sur la floraison dans la dynamique de laquelle intervient aussi le méristème du rameau plagiotrope (BANCILHON, 1969), on a pu constater (BANCILHON, 1972) leur rôle direct dans les processus de bilatéralisation. La symétrie bilatérale de l'appa-

reil vasculaire des rameaux plagiotropes de certains *Phyllanthus* (tels que *P. aeneus, P. urinaria*) est directement corrélée à l'action des feuilles portées par ces rameaux.

Cette constatation, en elle-même, permet de situer un des points d'impact qui permet le déroulement de certaines étapes de la phylogenèse. Connaissant cela, ne peut-on pas penser qu'une voie est ouverte permettant d'aller plus loin dans la compréhension du déterminisme de cette phylogenèse ? Ceci est d'autant plus concevable que chez d'autres *Phyllanthus* (*P. muellerianus*) qui ont atteint au niveau de leurs ramifications plagiotropes, du point de vue morphologique, une étape fort avancée des processus de foliarisation, les feuilles ne jouent aucun rôle détectable sur l'évolution bilatérale de leur système vasculaire.

Les feuilles déterminent aussi certains types d'orientation dans les processus biochimiques se produisant dans l'individu. On a pu déceler que les décoctions de feuilles de nombreuses espèces du genre présentent une activité au minimum bactériostatique (Nozeran & Haïcour, 1974), liée à la présence de deux substances possédant les caractéristiques des composés phénoliques, la mieux représentée appartenant au groupe des tannins ellagiques (Haïcour, 1975). Une autre expérimentation faisant intervenir diverses cultures de tissus réalisées à partir de différents organes d'une plante et dont l'évolution est analysée au fil des repiquages et en liaison avec les conditions lumineuses dans lesquelles elles sont placées, a permis de conclure que l'élaboration des produits antibactériens détectés se produit en liaison avec la photosynthèse (Haïcour, 1974). Les feuilles sont donc directement impliquées dans le phénomène mais, suivant le génotype de la plante, elles présentent vis-à-vis de celui-ci des possibilités diverses. Peut-être des substances de ce type ou d'autres intervenant dans d'autres propriétés de ces *Phyllantus* pourraient-elles servir de marqueurs biochimiques pour caractériser des filiations ou des étapes dans les phénomènes phylogénétiques ?

Ce ne sont là, certes, que quelques informations mais elles montrent qu'il existe des perspectives pour aborder, d'une manière approfondie, l'analyse expérimentale comparée du déterminisme interne des formes de ces plantes qui conduira à comprendre les mécanismes de la phylogenèse.

Il faut aussi avoir bien présent à l'esprit que « le mouvement » interne de l'individu est modulé par le contexte écologique dans lequel il est placé. Nous avons souligné, lors de l'analyse des populations naturelles de *P. urinaria* (Haïcour et al., 1982 ; L. Rossignol et al., 1984), combien les conditions de milieu jouaient un rôle au niveau, au moins, de l'évolution infraspécifique. Est-ce que l'action du milieu ne peut pas provoquer de plus grands changements ? On peut se poser la question d'autant plus que l'on sait obtenir, sous un conditionnement externe bien particulier, le passage à la plagiotropie chez l'axe principal orthotrope de *P. amarus* (Rossignol, inédit). Autrement dit, sous l'influence de certaines conditions extérieures, on peut, chez une plante construite comme les *Phyllanthus* du niveau d'organisation III 2 de la série A, provoquer un comportement morphogénétique du type de certaines espèces de la série B.

Certes, tout ce que nous venons de présenter sur l'architecture dans le genre *Phyllanthus* ne fait pas intervenir l'analyse du polymorphisme au niveau de l'inflorescence, de la fleur, et de ses constituants (en particulier du pollen), du fruit et de la graine.

Il faut mentionner à ce niveau qu'une étude faite dans ce genre par Punt (1967) sur la morphologie du pollen a conduit cet auteur à distinguer deux séries morphologiques évolutives I et II. Or, il apparaît nettement, en particulier dans la première, que l'enchaînement établi ne correspond pas du tout à un enchaînement qui porterait sur des structures mor-

phologiques de l'appareil végétatif aérien. On peut aboutir exactement aux mêmes conclusions si au lieu de considérer la morphologie du pollen on se base sur d'autres caractères de l'appareil floral (androcée notamment, BANCILHON, 1971).

Autrement dit, si l'on compare dans l'ensemble du genre *Phyllanthus*, les niveaux d'évolution manifestés par chacune des tendances qui peuvent être définies pour l'appareil végétatif comme pour l'appareil floral, on constate que celles-ci manifestent un très grand dyschronisme.

BIBLIOGRAPHIE

AIRY SHAW, H. K., 1980. — Notes on Euphorbiaceae from Indomalesia, Australia and the Pacific. *Kew Bull.* 35 : 383-399.

BANCILHON, L., 1969. — Étude expérimentale de la morphogénèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de Phyllanthus (Euphorbiacées) à rameaux dimorphes. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, Paris, 12e série, 10 : 127-224.

BANCILHON, L., 1971. — Contribution à l'étude taxonomique du genre Phyllanthus (Euphorbiacées). *Boissiera* 18 : 9-80.

BANCILHON, L., 1972. — Action des feuilles sur le système vasculaire des rameaux plagiotropes au travers de quelques espèces de Phyllanthus à rameaux dimorphes. *Phytomorphology* 22 : 181-194.

BRUNEL, J. F., 1975. — *Contribution à l'étude de quelques Phyllanthus africains et à la taxonomie du genre Phyllanthus L. (Euphorbiaceae).* Thèse 3e cycle, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 154 p.

BRUNEL, J. F., 1980. — Notes sur les Phyllanthoideae (Euphorbiaceae) ouest-africaines IV. — Phyllanthus rouxii sp. nov., un Phyllanthus hemicryptophyte à pivot radiculaire tubérisé. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 127, *Lettres Bot.* (5) : 483-491.

BRUNEL, J. F. & ROUX, G., 1981*a*. — Phyllanthus subsect. Odontadenii au nord du fleuve Congo (Afrique de l'Ouest). *Willdenowia* 11 : 69-90.

BRUNEL, J. F. & ROUX, G., 1981*b*. — Phyllantheae de Madagascar. I : à propos de deux Phyllanthus de la sous-section Swartziani Webster. *Adansonia*, sér. 2, 20 (4) : 393-403.

BRUNEL, J. F. & ROUX, G., 1984. — Phyllanthus subsect. Odontadenii (Euphorbiaceae) au nord du fleuve Congo (Afrique de l'Ouest). Addenda. *Willdenowia* 14.

BRUNEL, J. F. & ROUX, G. (sous presse). — Sur les Phyllanthus (Euphorbiaceae) affines de la section Anisolobium Müll. Arg. en Afrique intertropicale. *Willdenowia*.

EMBERGER, L., 1960. — *Les végétaux vasculaires.* In CHADEFAUD & EMBERGER, *Traité de Botanique*, t. II, fasc. 1 et 2, Masson & Cie, Paris.

EMBERGER, L., 1971. — *Travaux de Botanique et d'Écologie choisis et présentés par les soins d'un groupe de ses amis et élèves à l'occasion de son jubilé scientifique*, Masson & Cie, Paris.

HAÏCOUR, R., 1974. — Comparaison chez Phyllanthus urinaria L. de l'activité antibactérienne des décoctions de diverses portions de la plante et de cultures de tissus qui en proviennent. *C. R. Acad. Sc. Paris* 278, sér. D : 3323-3325.

HAÏCOUR, R., 1975. — Premiers éléments d'identification biochimique des principes antibactériens d'extraits du Phyllanthus urinaria L. *C. R. Acad. Sc. Paris* 280, sér. D : 1789-1792.

HAÏCOUR, R., 1983. — La variabilité de la compatibilité génétique entre divers taxons de Phyllanthus urinaria L. (Euphorbiaceae) : Mise en évidence et perspectives ouvertes par son analyse. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 130, *Lettres bot.* (3) : 207-226.

Haïcour, R., 1984*a*. — Éléments d'analyse de la structure des populations et de l'évolution d'une espèce rudérale pantropicale, Phyllanthus urinaria L. (Euphorbiaceae). 1. Étude du polymorphisme de l'entité P. urinaria et premier essai de classification. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 4[e] sér., 6, sect. B, *Adansonia*, n° 1 : 63-74.

Haïcour, R., 1984*b*. — Éléments d'analyse de la structure des populations et de l'évolution d'une espèce rudérale pantropicale, Phyllanthus urinaria L. (Euphorbiaceae). 2. Étude de la variation génétique et de sa traduction phénotypique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 4[e] sér., 6, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 157-191.

Haïcour, R., Rossignol, L. & Rossignol M., 1982. — La sélection naturelle des formes par le climat chez diverses populations africaines de Phyllanthus urinaria (Euphorbiaceae). *Candollea* 37 : 177-201.

Hallé, F., Oldeman, R. A. A. & Tomlinson, P. B., 1978. — *Tropical trees and forest. An architectural analysis.* Berlin, Heidelberg, New York, Springer Verlag, 441 p.

Lisowski, S., Malaisse, F. & Symoens, J. J., 1974. — Sur la découverte d'un Phyllanthus aquatique des hauts plateaux du Shaba (Zaïre). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 107 : 199-202.

Mangenot, G., Bancilhon, L. & Mangenot, S., 1977. — Caryologie du genre Phyllanthus (Euphorbiaceae, Phyllanthoideae). *Ann. Sc. Nat., Bot.*, Paris, 12[e] sér., 18 (1) : 71-116.

Nozeran, R. & Haïcour, R., 1974. — Mise en évidence d'une activité antibactérienne chez des Phyllanthus (Euphorbiacées). *C. R. Acad. Sc. Paris* 278, sér. D : 3219-3222.

Nozeran R. & Espagnac, H., 1975. — Quelques enseignements tirés de l'analyse de l'anatomie de Selaginella myosurus (Sw.) Alston. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, Paris, 12[e] sér., 16 : 309-318.

Pax, F. & Hoffmann, K., 1931. — Euphorbiaceae. In Engler & Prantl, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, ed. 2, 19 c : 11-233, Engelmann, Leipzig.

Punt, W., 1967. — Pollen morphology of the genus Phyllanthus (Euphorbiaceae). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 3 : 141-150.

Raynal-Roques, A., 1981. — *Contribution à l'étude biomorphologique des Angiospermes aquatiques tropicales. Essai d'analyse de l'évolution.* Thèse de Doctorat d'État, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, vol. 1, 382 p.

Rossignol, L., Rossignol, M., Haïcour, R. & Piquepaille, P., 1984. — Le phénotype moyen des unités systématiques de la sous-section Urinariae du genre Phyllanthus. Les formes adaptatives et la notion d'écotype. *Canadian J. Bot.* 62 : 947-964.

Smith, A., 1981. — Notes on African Euphorbiaceae : IX. *Kew Bull.* 35 : 763-777.

Tran-Ha, N. M. & Bancilhon, L., 1976. — Premières données sur le mode de reproduction des Phyllanthus (Euphorbiacées) découlant d'une étude cytogénétique comparée de six taxons du *P. odontadenius* Müll. Arg. à garnitures chromosomiques différentes (2 n = 12, 24, 28, 56). *Rev. Cyt. Biol. Végét.* 39 : 201-234.

Tran-Ha, N. M., Bancilhon, L. & Belliard, J., 1976. — Analyse morphologique et biométrique comparée de six taxons du Phyllanthus odontadenius Müll. Arg. à garnitures chromosomiques différentes (2 n = 12, 24, 28, 56) et de leur descendance. *Rev. Gén. Bot.* 83 : 269-310.

Webster, G. L., 1956, 1957, 1958. — A monographic study of the West Indian species of Phyllanthus. *J. Arnold Arbor.* 37 : 91-122, 217-268, 340-359 ; 38 : 51-80, 170-198, 295-373 ; 39 : 49-100, 111-212.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 1 : 81-84.

Une nouvelle espèce de *Nothapodytes* Blume (*Icacinaceae*) en Indochine

J.-F. Villiers

Résumé : une nouvelle espèce indochinoise de *Nothapodytes* Blume est décrite. Une clé de détermination des différentes espèces du genre est établie.

Summary : a new indochinese species of *Nothapodytes* Blume is described. An identification key for the species of the genus is given.

Jean-François Villiers, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Nothapodytes* fut créé par Blume en 1850, avec pour espèce-type *N. montana* Blume. Kuntze, en 1904, en fait une section du genre *Mappia* Jacq. (*Mappia* sect. *Nothapodytes* (Blume) Kuntze). Actuellement, il est considéré comme un genre distinct regroupant 4 espèces asiatiques, tandis que le genre *Mappia* ne comprend que des plantes américaines.

Il nous semble possible de définir un nouveau taxon parmi le matériel récolté dans la péninsule indochinoise.

Nothapodytes minutiflora J.-F. Villiers, *sp. nov.*

Arbor (?). Folium petiolatum, late ellipticum ad ovatum. Lamina supra sparse pubescens et infra pubescens vel glabrescens, basi cordata vel rotundata subcordata. Cyma corymbiformis terminalis. Flores ♀ sessiles, pentamerae. Calyx pubescens, cupuliformis. Corolla petalis 5 conjugatis, extra pubescentibus, intra pilis longis rectis vestitis. Stamina 5, corollae adnanta. Discus intrastaminus. Ovarium pubescens uniloculare ; stigma globosum.

Type : *Pételot 6940,* Vietnam, prov. Hoàng Liên Son, Chapa, fl., 25.9.1941 (holo-, P !).

Arbre (?). Rameaux âgés beige sur le sec, glabres. Rameaux jeunes ± densément pubescents avec poils apprimés, ridés longitudinalement. Pétiole à pubescence apprimée, long de 0,6-3 cm, plat à faiblement canaliculé vers le sommet. Limbe papyracé, éparsement pubescent-apprimé dessus à ± pubescent-apprimé dessus et pubescent-apprimé à subglabre dessous, vert noirâtre à la face supérieure et vert foncé jaunâtre à la face inférieure sur le sec, largement elliptique à ± lancéolé, 4,2-13 × 3-7,5 cm, base arrondie subcordée à cordée, souvent courtement décurrente sur le pétiole, sommet ± acuminé aigu ou largement obtus. Nervure primaire pubescente-apprimée et saillante sur les deux faces. Nervures secon-

daires 6-8 paires, ascendantes, ± arquées, saillantes et pubescentes sur les deux faces. Nervilles en réseau lâche, ± saillantes à la face supérieure et saillante à la face inférieure.

Inflorescence en cyme corymbiforme terminale. Axes pubescents-apprimés. Bouton floral ellipsoïde oblongoïde. Fleur ⚥ sessile, pentamère. Calice cupulaire, pubescent à ± éparsement pubescent extérieurement, long de 1,25-1,75 mm ; lobes libres triangulaires, longs de 0,5-1 mm, sommet aigu (parfois lobes non visibles). Pétales valvaires soudés en tube sur la moitié de la longueur, pubescents extérieurement et poils à la face interne des lobes, dressés, blancs à aspect rubané sur le sec ; longs de 6,5 mm ; lobes libres oblongs elliptiques à lancéolés, sommet aigu, latéralement papilleux à l'intérieur, portant le plus souvent un apicule papilleux à la face interne. Étamines 5, alternipétales, soudées au tube de la corolle, longues de 1-2,5 mm ; filet long de 1-2 mm, ± médifixe ; anthère étroitement oblongue, longue d'env. 1 mm. Disque intrastaminal, cupulaire, haut de 0,5-0,75 mm, bord supérieur lobulé ou non. Ovaire supère, pubescent, ovoïde, long de 1 mm environ ; style glabre progressivement rétréci vers le sommet, terminé par un stigmate globuleux d'un diamètre de 0,50-0,75 mm.

Fruit inconnu.

Cette espèce n'est connue que par l'échantillon type, récolté dans une forêt claire, à une altitude de 1500 m environ.

N. minutiflora est aisément reconnaissable par la forme et la pubescence des feuilles d'une part, et par la petite taille des fleurs à l'anthèse d'autre part. Les étamines sont, d'une façon générale, beaucoup plus courtes que celles des autres espèces du genre. Il se distingue plus particulièrement de *N. montana* par les pétales plus abondamment pubescents à la face interne (glabres ou presque pour cette espèce) et le style glabre (pubescent pour *N. montana*).

Clé des espèces

1. Face supérieure du limbe ± pubescente.
   2. Face inférieure du limbe densément pubescente.................. *N. foetida* (Wight) Sleumer
   2′. Face inférieure du limbe éparsement pubescente à glabrescente... *N. minutiflora* J.-F. Villiers
1′. Face supérieure du limbe glabre.
   3. Pétales glabres intérieurement ou avec quelques poils ; style pubescent.... *N. montana* Blume
   3′. Pétales pubescents intérieurement ; style glabre.
      4. Limbe obtus au sommet.................................. *N. obtusifolia* (Merr.) Howard
      4′. Limbe acuminé au sommet.............................. *N. pittosporoides* (Oliver) Sleumer

BIBLIOGRAPHIE

BLUME, C. L., 1850. — *Mus. Lugd.-Bat.* 1 : 248.

HOWARD, R. A., 1942. — Studies of the Icacinaceae : 2. *J. Arnold Arb.* 23 : 66-73.

KUNTZE, O. in POST, T. von, & KUNTZE, O., 1904. — *Lexicon Gen. Phan.* : 350.

SLEUMER, H., 1942. — *Natürliche Pflanzenfamilien* 20b : 374.



Pl. 1. — **Nothapodytes minutiflora** J.-F. Villiers : **1**, rameau fleuri × 0,5 ; **2**, détail face supérieure du limbe × 1,6 ; **3**, bouton floral × 5,7 ; **4**, fleur × 5,5 ; **5**, coupe longitudinale de la fleur × 5,5 ; **6**, diagramme floral ; **7**, sommet d'un pétale face interne × 10 ; **8**, coupe longitudinale du sommet d'un pétale × 10 ; **9**, **9'**, étamine × 12 ; **10**, disque et pistil × 8,5. (*Pételot 6940*, Indochine).

SLEUMER, H., 1969. — Materials towards the knowledge of the Icacinaceae of Asia, Malesia, en adjacent areas. *Blumea* 17 : 232-234.

SLEUMER, H., 1970. — *Flora of Thaïland* 2 (1) : 82-83.

SLEUMER, H., 1971. — *Flora Malesiana*, ser. 1, 7 (1) : 53-56, fig. 25, 26.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 1 : 85-96.

Étude des téguments des graines de quelques *Hypericum* (*Guttiferae*) méditerranéens observés au M.E.B. I.

C. Reynaud

Résumé : Les graines (entières et sectionnées) de 31 espèces d'*Hypericum* méditerranéens appartenant aux sections *Bupleuroides, Hirtella, Taeniocarpum, Coridium* et *Elodes*, ont été étudiées au M.E.B. La forme générale de la graine et l'ornementation de l'exotesta présentent un grand intérêt taxonomique car elles permettent de délimiter des sections ou des espèces. Pour la première fois chez les Millepertuis, des cristaux d'oxalate de calcium ont été observés dans les cellules du tegmen.

Summary : Entire and sectionned seeds of thirty one mediterranean *Hypericum* belonging to *Bupleuroides, Hirtella, Taeniocarpum, Coridium* and *Elodes* sections, have been investigated by the SEM. The general form of the seed and exotesta ornementation seem to have a taxonomical importance in the identification of sections and species. For the first time, crystals of calcium oxalate have been observed in tegmen cells in St John's Wort.

Claude Reynaud, Laboratoire de Cytotaxonomie végétale, Université de Provence (St Charles), Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 3, France.

INTRODUCTION

Nous présentons ici les premiers résultats d'une étude basée sur l'observation au microscope électronique à balayage (M.E.B.) des téguments de graines d'*Hypericum* méditerranéens (environ 120 espèces). Le but de ce travail est de compléter et d'élargir les données apportées par plusieurs contributions cytotaxonomiques sur les Millepertuis méditerranéens (Reynaud, 1973, 1975, 1980, 1981) afin de mieux comprendre les relations interspécifiques et phylogénétiques à l'intérieur de ce genre. C'est pourquoi, dans la mesure du possible, nous avons examiné les mêmes taxons que dans nos recherches précédentes. Cependant, afin d'avoir un éventail plus large des sections, nous avons complété notre matériel par des graines appartenant à d'autres espèces qui ont été prélevées dans des herbiers.

L'intérêt taxonomique des graines d'*Hypericum* avait été signalé depuis longtemps (Jussieu, 1813 ; Planchon & Triana, 1860-61 ; G. Brandza, 1909) et plus récemment par Davis & Heywood (1963). On trouve également dans certaines flores, bien que les descriptions de graines y soient souvent négligées, des renseignements sur la morphologie des grai-

nes de Millepertuis (DAVIS & HEYWOOD, 1963 ; BRISSON & PETERSON, 1976). Toutefois, les travaux comportant une observation beaucoup plus fine de la structure des téguments des graines d'*Hypericum* sont en réalité assez peu nombreux. Pour les recherches en microscopie photonique, on peut citer ceux de M. BRANDZA (1891), OHLENDORF (1907), SCHNARF (1914), CRÉTÉ (1936) et CORNER (1976). Cependant, ROBSON (1981) dans ses « études dans le genre *Hypericum* (2[e] partie) » donne un aperçu de différents types morphologiques en fonction des variations de l'ornementation de la testa, observée au M.E.B., dans l'ensemble du genre.

Ce travail s'ajoute aux nombreuses publications consacrées à l'étude des graines en microscopie électronique et notamment, parmi les plus récentes, celles de LECOMPTE-BARBET (1981) et de ÇELEBIOĞLU, FAVARGER & HUYNH (1983).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel utilisé pour cette étude provient d'une collection de graines que nous avons constituée à partir de récoltes effectuées directement dans la nature par nous-même (C.R.) ou par d'autres collecteurs, ou de prélèvements sur des échantillons de l'Herbier de Marseille. Les graines ont été gardées au sec et à l'obscurité, à la température ambiante. L'origine de notre matériel est précisée dans le tableau 1 (les taxons sont classés suivant l'ordre systématique de ROBSON, 1977).

TABLEAU 1

TAXON	ORIGINE DES GRAINES
— Sect. *Bupleuroides* Stef.	
Hypericum bupleuroides Griseb.	Caucase : Khabakahar (Lazistan). Herb. MARS
— Sect. *Hirtella* Stef.	
H. amblysepalum Hochst.	Irak : Mosul. Herb. MARS
H. capitatum Choisy	Turquie : Antakya. Legit J. Contandriopoulos & P. Quezel (J. C. & P. Q.), 1968
H. helianthemoides (Spach) Boiss.	Iran : Col Singal. Legit J. C., 1977
H. hyssopifolium Vill. subsp. *elongatum* Woron.	Turquie : Termessos. Legit J. C. & P. Q., 1968
H. libanoticum Robson	Liban : Barouk. Legit J. C. & P. Q., 1973
H. lydium Boiss.	Turquie : Amanus. Legit J. C. & P. Q., 1968
H. olivieri (Spach) Boiss.	Liban : Yabbroud. Legit J. C. & P. Q., 1973
H. retusum Aucher-Eloy	Irak : Mosul. Herb. MARS
H. scabrum L.	Liban : Bedar. Legit J. C. & P. Q., 1973
H. scabroides Robson & Poulter	Turquie : J. B. Ankara. Legit Y. Akman, 1979
H. thymopsis Boiss.	Syrie : Tripoli. Legit J. C. & P. Q., 1973
H. thymbrifolium Boiss. & Noë	Turquie : J. B. Ankara. Legit Y. Akman, 1979
H. vermiculare Boiss. & Hausskn.	Iran : Col de Assad Abad. Legit J. C., 1977
— Sect. *Taeniocarpum* Jaub. & Spach	
H. confertum Choisy subsp. *confertum*	Turquie : Ulu Dag. Legit J. C. & P. Q., 1968
H. crenulatum Boiss.	Turquie : Bulgar Dag. Legit J. C. & P. Q., 1968

H. hirsutum L.	France : Alpes : Villars de Lans. C. R., 1973
H. kotschyanum Boiss.	Turquie : Taurus. Legit J. C. & P. Q., 1968
H. nummularium L.	France : Pyrénées : Gèdre. C. R., 1978
H. nummularioides Trautv.	Turquie : J. B. Ankara. Legit Y. Akman, 1979
H. pruinatum Boiss. & Balansa	Turquie : Istavros. J. C. & P. Q., 1968
H. pulchrum L.	France : Pyrénées : Lac de Payolle. C. R., 1978
H. taygetum Quezel & Contandr.	Grèce : Taygète. Legit J. C. & P. Q., 1963
— Sect. *Coridium* Spach	
H. amblycalyx Coust. & Gandoger	Crète : Vaï. Legit J. Zaffran, 1960
H. coris L.	France : Alpes : Pierrefeu. Legit Inst. bot. Bâle, 1961
H. empetrifolium Willd.	Crète : Mt Youktas. C. R., 1980.
H. ericoides L.	Espagne : Basaoli (Valence). Legit M. Gruber, 1977
H. jovis Greuter	Crète : Mt Youktas. C. R., 1980
— Sect. *Adenotrias* (Jaub. & Spach) Keller	
H. aegypticum L.	Grèce : Céphalonie. Legit. J. C., 1976
H. russeggeri Fenzl.	Syrie : Slenfé. Legit J. C. & P. Q., 1973
— Sect. *Elodes* (Adans.) Koch	
H. elodes L.	Portugal : Mira. Herb. MARS

Les graines entières ou sectionnées en deux, ont été fixées sur des plots à l'aide de ruban adhésif double face, puis métallisées à l'or ou au mélange or-palladium (cette dernière technique, en facilitant davantage l'écoulement des charges, permet d'obtenir de meilleures images). Elles sont ensuite observées et photographiées avec un M.E.B. Jeol JSM 35 à l'Université de Provence (Centre St Charles). Enfin des sections de graines exécutées à main levée ont été examinées au microscope photonique afin de compléter les observations faites au M.E.B.

OBSERVATIONS

Chez les Millepertuis, les graines adultes comprennent deux téguments : un tégument externe ou testa, un tégument interne ou tegmen. Ce dernier a une structure homogène dans tout le genre et dans la sous-famille voisine des *Clusioideae*. Il est formé de cellules caractéristiques, à facettes étoilées-ondulées, et à parois épaissies et canaliculées, bien visibles sur les coupes tangentielles en microscopie photonique. Le tegmen représente l'assise mécanique de la graine (Corner, 1976).

Nous avons toutefois observé des variations dans la hauteur des cellules du tegmen et dans leur forme, les ondulations pouvant être plus ou moins profondes. Ainsi, dans la section monotypique *Bupleuroides, H. bupleuroides* a des sinuosités à peine marquées, elles sont un peu plus prononcées chez *H. confertum* (section *Taeniocarpum*). Chez *H. russeggeri* (section *Adenotrias*) et *H. elodes* (section monotypique *Elodes*), la lumière des cellules paraît presque carrée à rectangulaire, car les ondulations sont extrêmement rapprochées.

Observés au M.E.B., les canalicules de la paroi des cellules du tegmen sont visibles, le plus souvent, sous forme de perforations de 0,6 μm de diamètre environ (Pl. 1, *1*, *2*).

Nous avons noté également des masses de cristaux anguleux d'oxalate de calcium dans les cellules du tegmen des espèces suivantes : section *Hirtella* : *H. scabrum, H. helianthe-*

moides, H. libanoticum, H. vermiculare ; section *Taeniocarpum* : *H. confertum, H. kotschyanum* ; section *Coridium* : *H. amblycalyx, H. empetrifolium, H. jovis* ; section *Adenotrias* : *H. aegypticum, H. russeggeri* ; section *Elodes* : *H. elodes* (Pl. 1, *3-6*).

La présence de cristaux dans les graines de certaines familles végétales est connue depuis longtemps (M. Brandza, 1891 ; Netolitzky, 1926 ; Corner, 1976). Ces cristaux ont été signalés surtout dans l'endotesta. Corner (1976) même estime que « ce phénomène semble arriver plus rarement dans le tegmen ». Encore inconnus chez les *Hypericum*, ces cristaux semblent en outre, se concentrer dans le tegmen (et non dans l'endotesta).

Ornementation de la testa

Les variations morphologiques concernent surtout la testa. Pour Robson (1981), l'ornementation des cellules se serait modifiée à partir d'un état primitif linéaire-réticulé de 3 façons différentes :

« i deformation of the lines of cells making the testa merely reticulate »

« ii thickening of the lateral cell walls often accompanied or preceded by lateral elongation of the cells »

« iii protrusion of the outer cell walls ».

Les modifications ii et iii forment les types : « scalariform-reticulate, ribbed-scalariform, foveolate, rugulose, papillose ».

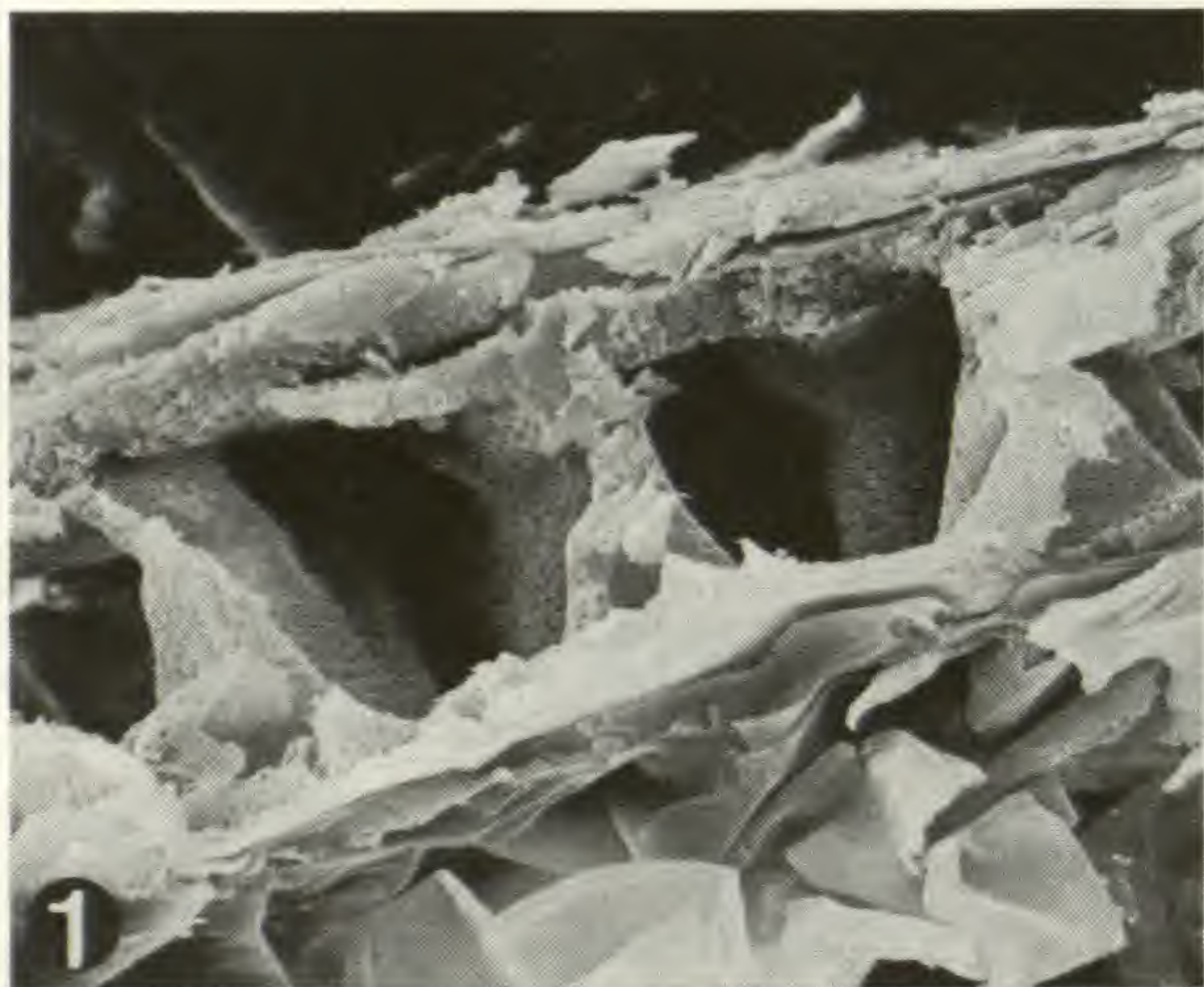
Si nos observations nous ont permis de retrouver chez les graines étudiées ces 6 types morphologiques, dans le détail des précisions doivent être apportées. En effet, l'observation de coupes tangentielles de testa de graines à aspect côtelé (« ribbed-scalariform »), au microscope photonique, montrent que les côtes ne sont pas formées par l'épaississement de certains murs, mais sont constituées par des cellules bombées de taille plus petite que celles constituant les dépressions. Dans cet article, nous n'exposerons que les types suivants d'ornementation : côtelé, ruguleux et papilleux. Les types réticulé, réticulé-scalariforme et fovéolé feront l'objet d'une note séparée.

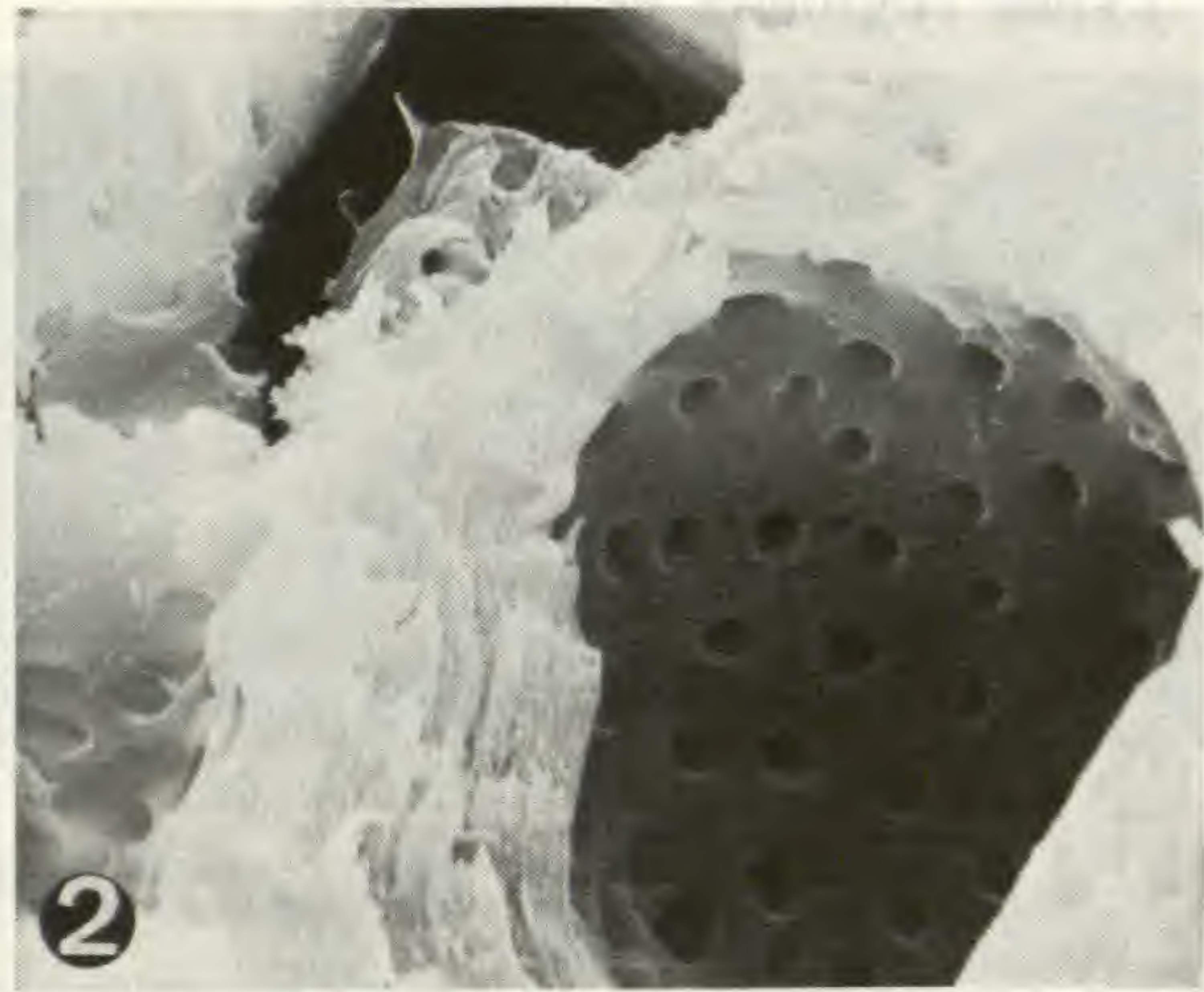
1. Type côtelé

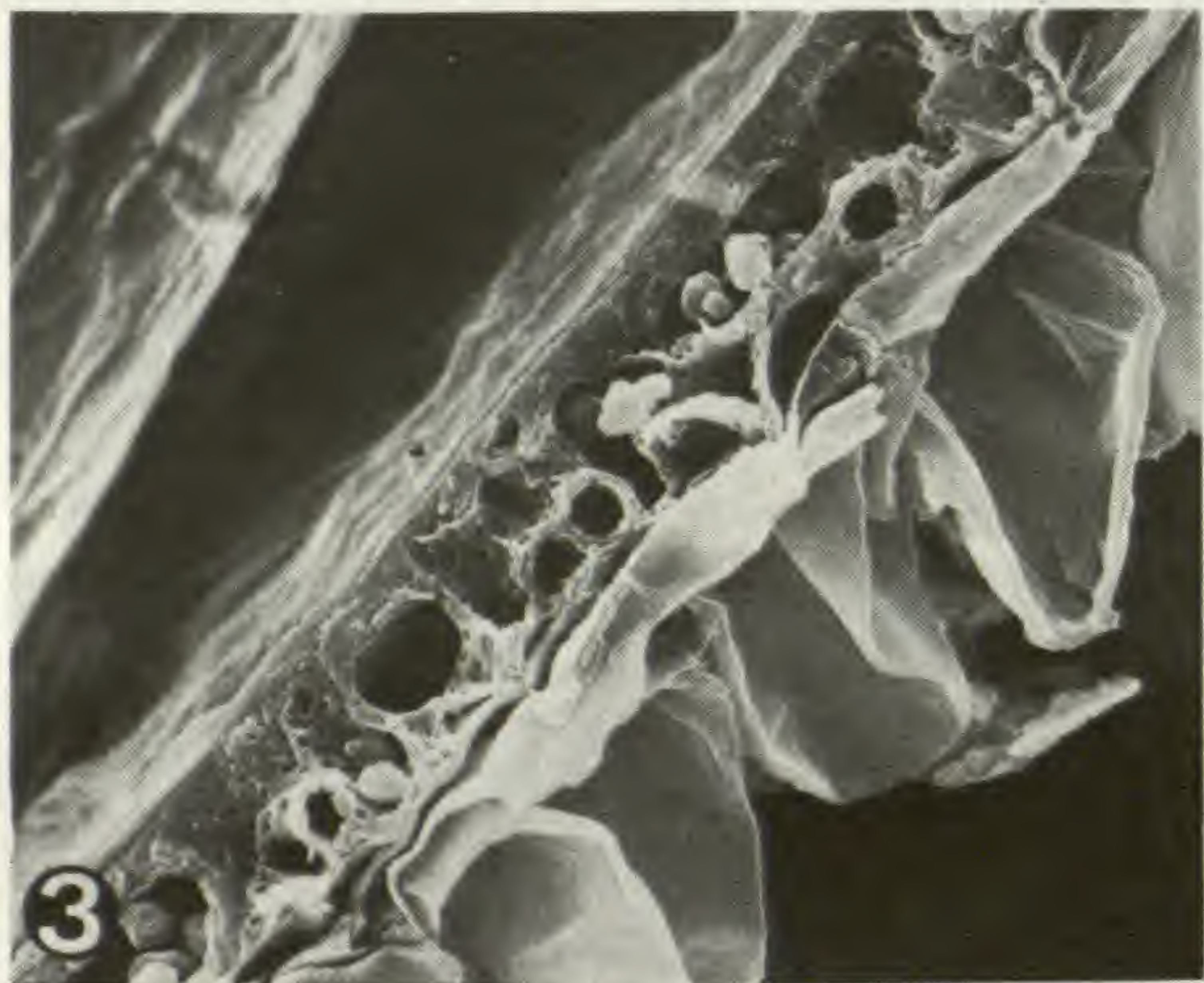
Les graines sont formées de côtes longitudinales, alternant avec des sillons. Au microscope photonique, ces côtes sont constituées de petites cellules (1 à 2 rangées) de couleur brun-acajou tandis que les sillons sont composés de cellules plus grandes, de couleur brun clair, allongées radialement. Deux espèces peuvent être rattachées à ce type :

— *H. russeggeri*, à graines de 1,5 mm de longueur, obconiques et pourvues d'une caroncule (caractéristique de la section *Adenotrias*), à côtes quelquefois ramifiées (Pl. 2, *1, 2*).

— *H. elodes*, à graines de 0,9 mm de longueur, ovoïdes, effilées aux extrémités. Les côtes sont moins nombreuses que dans l'espèce précédente. Les cellules des sillons apparaissent légèrement concaves (Pl. 2, *3, 4*).

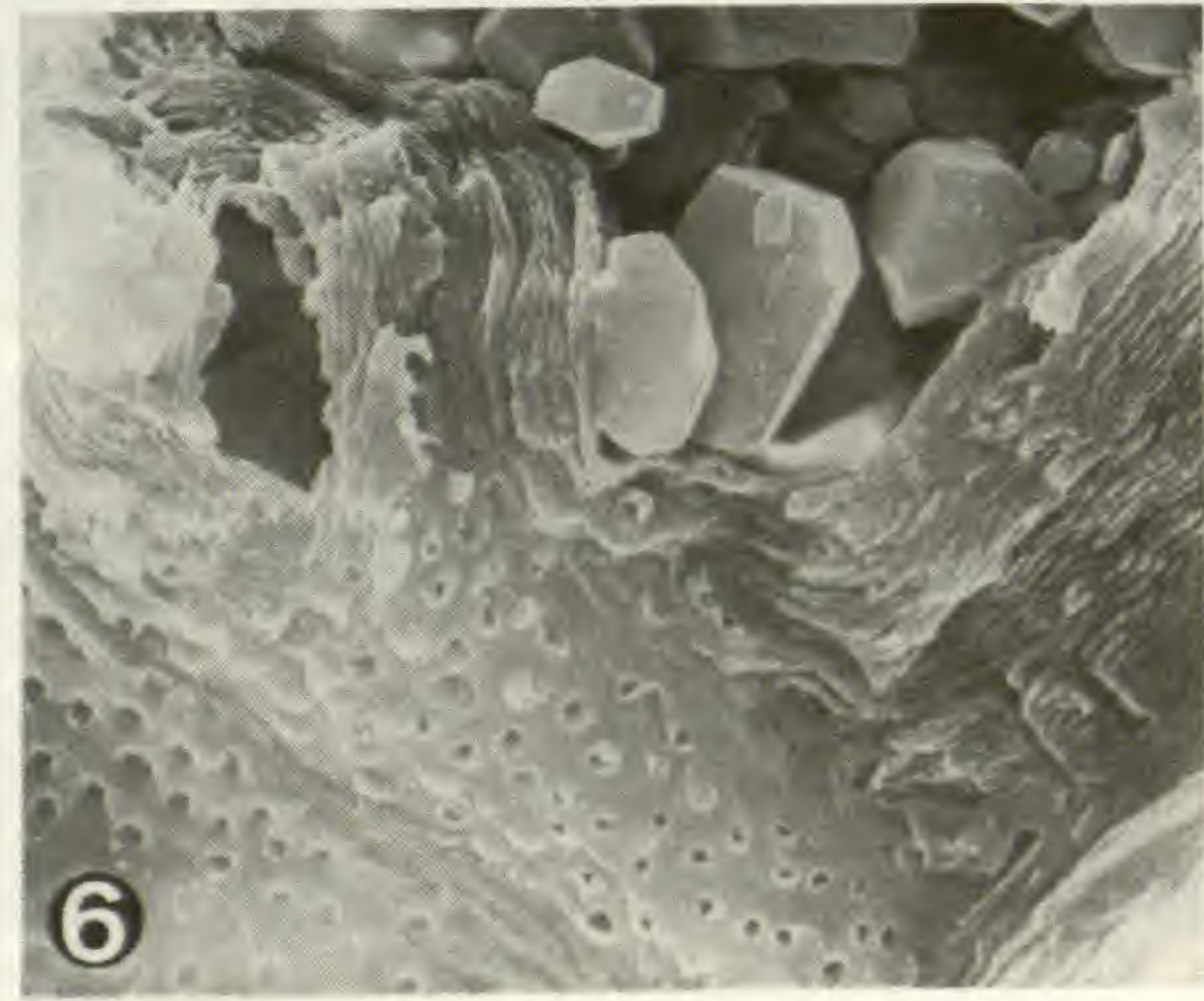












Pl. 1. — Cellules du tegmen ; perforations de la paroi : 1, **Hypericum lydium** × 660 ; 2, **H. aegypticum** × 2640. — Cristaux d'oxalate de calcium × 660 : 3, **H. jovis** × 660 ; 4, **H. russeggeri** × 660 ; 5, **H. libanoticum** × 660 ; 6, **H. libanoticum** × 2640.

2. Types ruguleux et papilleux

Dans ces 2 types de graines, les cellules qui constituent l'exotesta ont une paroi tangentielle proéminente, mais selon des degrés différents :

— simplement bombée dans le type ruguleux ;

— renflée en papille dans l'autre type.

a) *Type ruguleux*

Les cellules de la testa sont toutes identiques. La paroi supérieure de chaque cellule paraît légèrement convexe. C'est le cas de *H. aegypticum*. Cette espèce possède de petites graines (1,5 mm), de couleur brune, pourvues d'une caroncule. Les cellules ont une section carrée à rectangulaire (Pl. 2, *5, 6*).

Dans la section monotypique *Bupleuroides, H. bupleuroides* a des graines cylindriques, droites ou légèrement arquées, sans appendice. La paroi supérieure des cellules peut présenter une forme variable : semblable à celle des cellules de *H. aegypticum* le long du raphé et en forme de petites papilles de part et d'autre de cette zone (Pl. 2, *7, 8*). *H. bupleuroides* pourrait donc représenter une étape de transition avec le type papilleux.

b) *Type papilleux*

27 espèces appartenant aux 3 sections *Hirtella, Taeniocarpum* et *Coridium* se retrouvent dans ce type.

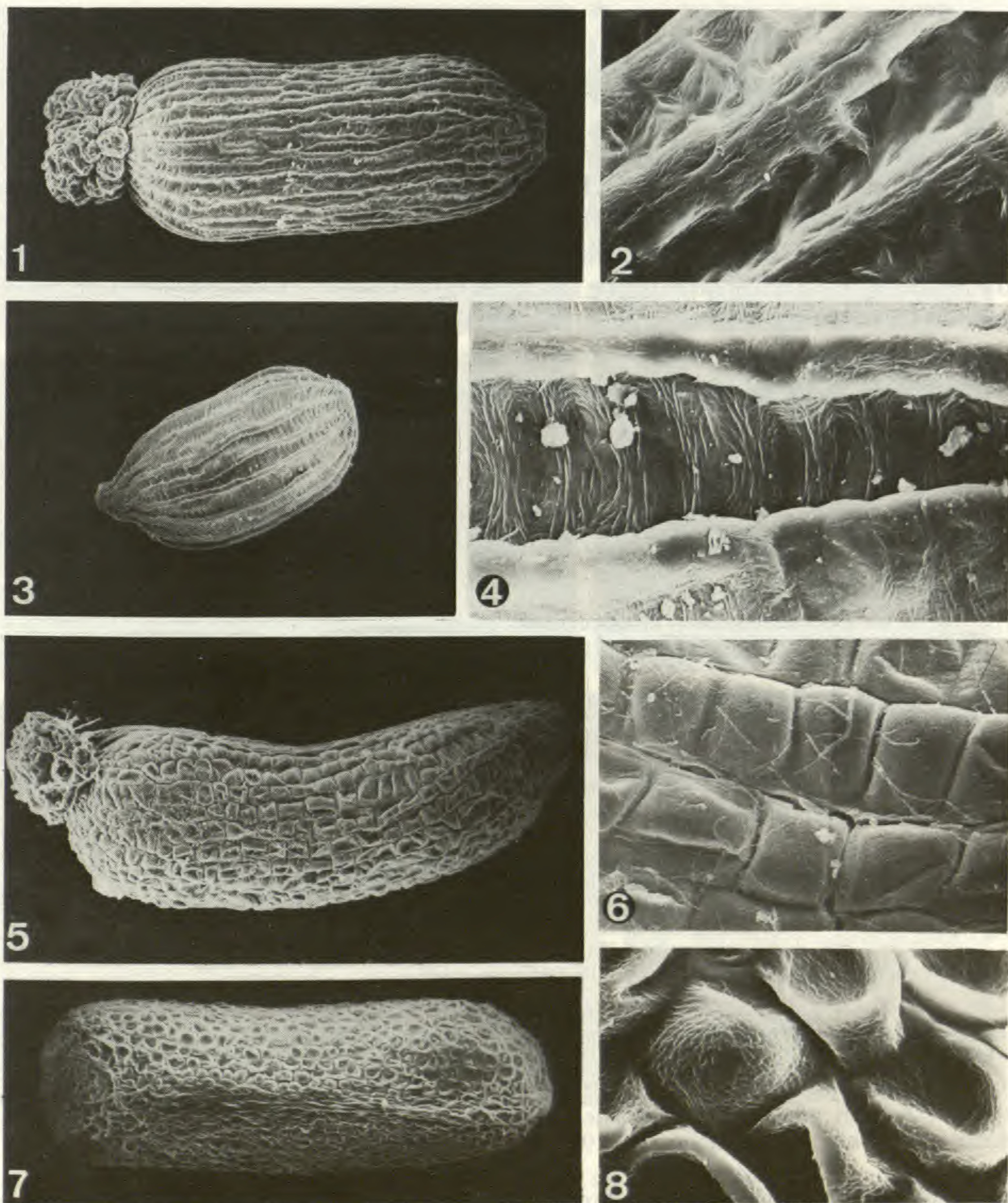
Les graines sont cylindriques, droites ou légèrement arquées, plus ou moins épaisses, leur taille varie de 0,8 mm (*H. venustum* dans la section *Taeniocarpum*) à plus de 3 mm (*H. olivieri* dans la section *Hirtella* qui possède seulement une graine par carpelle). La paroi des cellules polygonales chez de nombreux taxons est renflée en papille.

D'après leur taille et leur forme, ces papilles peuvent être classées en plusieurs catégories :

— Papilles courtes, aplaties et de forme arquée, d'une dizaine de microns environ, chez *H. pulchrum* (Pl. 3, *1, 2*) et *H. confertum* dans la section *Taeniocarpum*.

— Papilles de taille moyenne, de forme pointue chez *H. thymopsis* (section *Hirtella*) et chez *H. coris* (section *Coridium*), de forme obconique chez *H. nummularium* (section *Taeniocarpum*), d'une vingtaine de microns environ.

— Papilles longues à très longues (30 microns et plus), à extrémité pointue comme chez *H. hirsutum* dans la section *Taeniocarpum* (Pl. 3, *3, 4*), ou arrondie et à surface lisse comme chez *H. hyssopifolium, H. amblysepalum, H. scabrum* (Pl. 3, *5, 6*), *H. lysimachioides* dans la section *Hirtella*, ou arrondie et à surface chagrinée comme chez *H. empetrifolium, H. jovis* (Pl. 4, *1-4*) et *H. amblycalyx* dans la section *Coridium*. Nous avons observé chez quelques taxons des graines dont les papilles longues ont leur extrémité invaginée, simulant un type réticulé ou ruguleux, lors de l'observation à la loupe binoculaire chez *H. helianthemoides, H. lydium* (Pl. 4, *5, 6*) et *H. vermiculare* (section *Hirtella*).



Pl. 2. — **Hypericum russeggeri** : **1**, graine × 42 ; **2**, cellules de la testa × 560. — **H. elodes** : **3**, graine × 42 ; **4**, cellules de la testa × 425. — **H. aegypticum** : **5**, graine × 42 ; **6**, cellules de la testa × 425. — **H. bupleuroides** : **7**, graine × 42 ; **8**, cellules de la testa × 560.

DISCUSSION

Cette première étude nous conduit à faire les remarques suivantes :

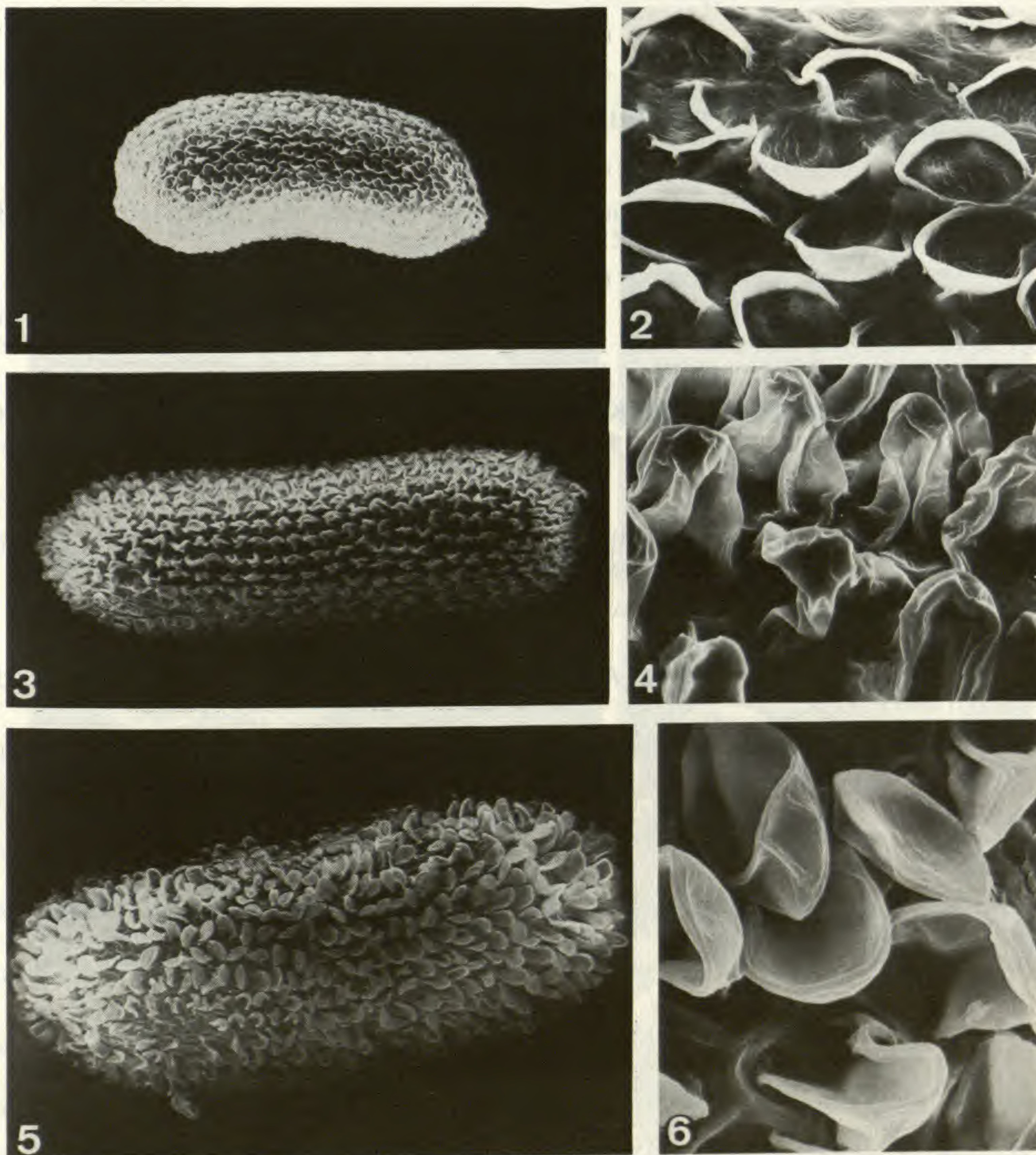
— Les graines d'*Hypericum*, examinées au M.E.B. ont une ornementation variée qui permet de définir plusieurs types morphologiques. Mais, c'est par l'ensemble des caractères des graines de Millepertuis (forme générale, présence ou non de caroncule, type morphologique) que l'on peut différencier des sections et des espèces, à l'intérieur du genre. Ceci nous a conduite à établir une clé provisoire des graines étudiées, correspondant aux six sections possédant des exotesta côtelées, ruguleuses et papilleuses.

Graines à caroncule (sect. *Adenotrias*).
Type côtelé. . . . . *H. russeggeri* Fenzl.
Type ruguleux. . . . . *H. aegypticum* L.
Graines sans caroncule.
Graines ovoïdes.
Type côtelé (sect. *Elodes*). . . . . *H. elodes* L.
Graines cylindriques.
Type ruguleux (sect. *Bupleuroides*). . . . . *H. bupleuroides* Griseb.
Type papilleux (sect. *Hirtella, Taeniocarpum, Coridium*).
Papilles courtes (sect. *Taeniocarpum*). . . . . *H. pulchrum* L. ; *H. confertum* Choisy
Papilles moyennes.
Papilles pointues (sect. *Hirtella*). . . . . *H. thymopsis* Boiss.
Papilles obconiques (sect. *Taeniocarpum*). . . . . *H. nummularium* L.
Papilles longues à très longues.
Papilles pointues (sect. *Taeniocarpum*). . . . . *H. hirsutum* L.
Papilles arrondies lisses (sect. *Hirtella*). . . . . *H. hyssopifolium* Vill. ; *H. amblysepalum* Hochst. ; *H. scabrum* L. ; *H. lysimachioides* Boiss. & Noë
Papilles arrondies chagrinées (sect. *Coridium*). . . . . *H. empetrifolium* Willd. ; *H. jovis* Greuter ; *H. amblycalyx* Coust. & Gandoger
Papilles arrondies invaginées (sect. *Hirtella*). . . . . *H. helianthemoides* Boiss. ; *H. lydium* Boiss. ; *H. vermiculare* Boiss. & Hausskn.

— Les sections *Hirtella, Taeniocarpum* et *Coridium*, très proches morphologiquement, possèdent le même type de testa : « papilleux ». Les sections *Taeniocarpum* et *Coridium* ont le même nombre de base x = 9 et le même type pollinique (Clarke in Robson, 1981). La section *Hirtella* cependant, homogène quant à la morphologie des graines, est beaucoup plus diversifiée et possède 3 nombres de base (x = 10, 8, 7) et une grande proportion de pollens anormaux, due sans doute à des irrégularités de la méiose (Clarke, 1976 ; Reynaud, 1981).

— Des espèces appartenant à des sections très éloignées peuvent avoir un type d'ornementation de la testa semblable : par exemple *H. russeggeri* (section *Adenotrias*) et *H. elodes* (section *Elodes*), qui se distinguent par la taille des graines et la présence ou l'absence de caroncule, appartiennent au type côtelé. Il en est de même pour *H. aegypticum* (section *Adenotrias*, présence d'une caroncule) et *H. bupleuroides* (section *Bupleuroides*, sans caroncule) qui ont une testa ruguleuse.

— La section *Adenotrias* (3 espèces) est diversifiée et possède au moins deux types d'ornementation de graines : côtelé et ruguleux. (Nous n'avons pas étudié la 3e espèce : *H. aciferum* Greuter).



Pl. 3. — **Hypericum pulchrum** : **1**, graine × 42 ; **2**, papilles × 560. — **H. hirsutum** : **3**, graine × 42 ; **4**, papilles × 560. — **H. scabrum** : **5**, graine × 42 ; **6**, papilles × 425.

REMERCIEMENTS : Nous exprimons toute notre gratitude à M[lle] J. CONTANDRIOPOULOS, Maître de Recherches au C.N.R.S. pour le matériel qu'elle nous a procuré, ainsi qu'à tous ceux qui nous ont aimablement fourni des graines d'*Hypericum*.

BIBLIOGRAPHIE

BRANDZA, G., 1909. — Recherches anatomiques sur la germination des Hypéricacées et des Guttifères. *Ann. Sci. nat.* (*Bot.*) 9 (8) : 221-300.

BRANDZA, M., 1891. — Développement des téguments de la graine. *Rev. gén. bot.* 3.

BRISSON, J. D. & PETERSON, R. L., 1976. — A critical review of the use of scanning electron microscopy in the study of the seed coat. Scanning Electron Microscopy VII, Part VII. *Proceed Workshop Pl. Sci. Applic. of SEM.*, Chicago : 477-495.

ÇELEBIOĞLU, T., FAVARGER, C. & HUYNH, K.-L., 1983 (paru 1984). — Contribution à la micromorphologie de la testa des graines du genre Minuartia (Caryophyllaceae). I. Sect. Minuartia. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., sect. B, *Adansonia* 5 (4) : 415-435.

CLARKE, G. C. S., 1975. — Irregular pollen grains in some Hypericum species. *Grana* 15 : 117-125.

CLARKE, G. C. S., 1981. — Pollen morphology, p. 115-118. In ROBSON, N. K. B. : Studies in the genus Hypericum L. (Guttiferae) 2. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* (*Bot.*) 8.

CRÉTÉ, P., 1936. — Transformation de l'ovule en graine chez l'Androsaemum officinale All. *Bull. Soc. bot. Fr.* 83 : 654-657.

DAVIS, P. H. & HEYWOOD, V. H., 1963. — *Principles of Angiosperm Taxonomy*. Oliver & Boyd Ltd. Edinburgh & London.

DE JUSSIEU, A. L., 1813. — Sur les caractères généraux des familles tirés des graines Hypéricées, Guttifères. *Ann. Mus.* 20 : 459-469.

LECOMPTE-BARBET, O., 1981. — Étude de l'ornementation du tégument externe des graines d'Ononis L. au microscope électronique à balayage. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., sect. B, *Adansonia* 3 (1) : 19-36.

NETOLITZKY, F., 1926. — *Anatomie der Angiospermen-Samen*. In : K. LINSBAUER (ed.) *Handbuch der Pflanzenanatomie* 10, Berlin.

OHLENDORF, O., 1907. — *Beiträge zur Anatomie und Biologie der Fruchte und Samen einheimischer Wasser- und Sumpfpflanzen*. Inaug. Diss. Univ. Erlangen.

PLANCHON, J. E. & TRIANA, 1860-62. — Mémoire sur la famille des Guttifères. *Ann. Sc. nat.* (*Bot.*), sér. 4, 13 : 306-376 ; 14 : 226-367 ; 15 : 240-319 ; 16 : 263-308.

REYNAUD, C., 1973. — Contribution à l'étude cytotaxonomique du genre Hypericum L. en Turquie. I. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 120 : 201-216.

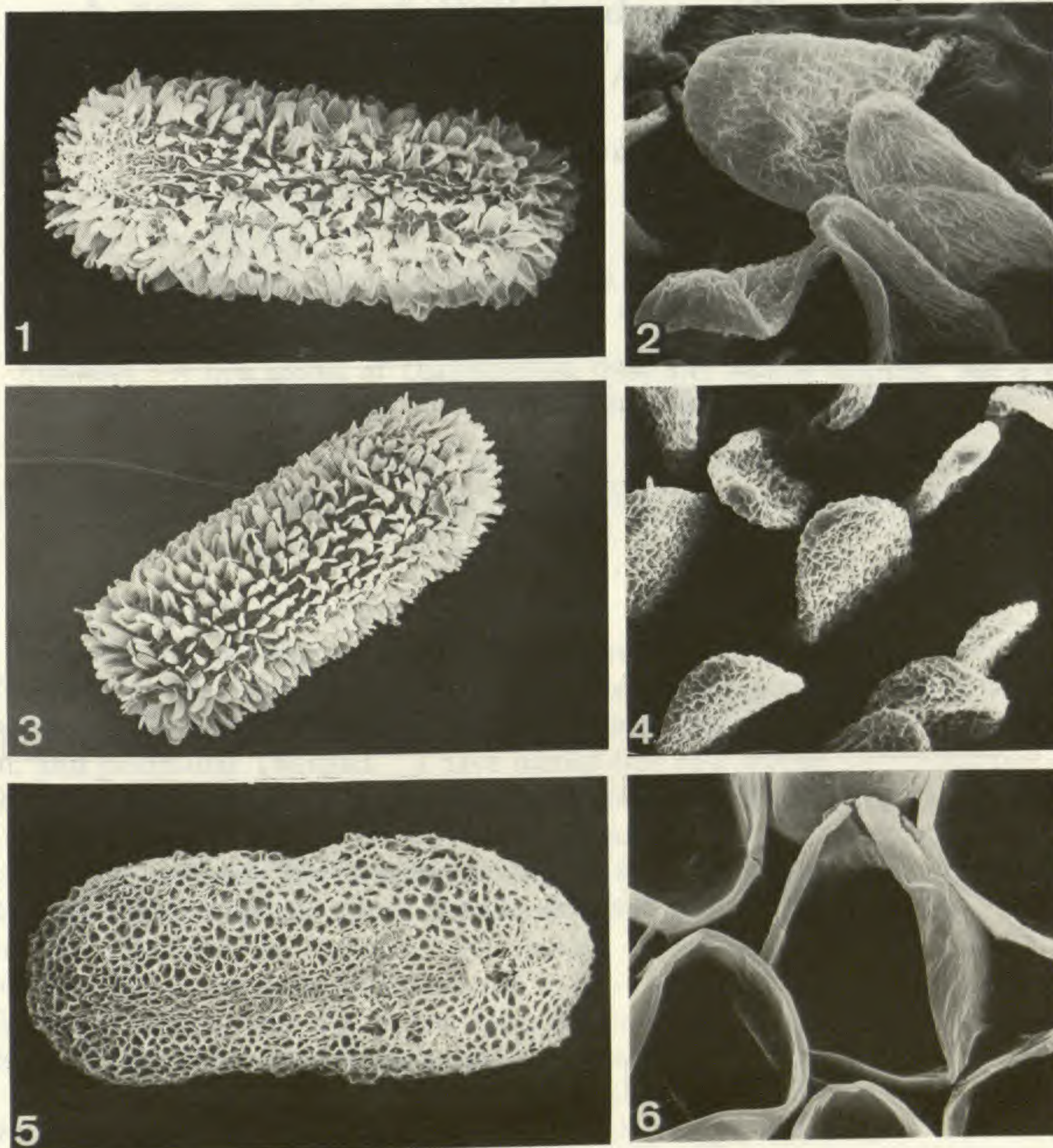
REYNAUD, C., 1975. — Contribution à l'étude cytotaxonomique de quelques Hypericum méditerranéens. *Rev. Biol. Écol. médit.* 2 (2) : 3-8.

REYNAUD, C., 1980*a*. — Contribution à l'étude cytotaxonomique de genre Hypericum L. en Grèce. *Bull. Soc. bot. Fr.* 127 : 345-353.

REYNAUD, C., 1980*b*. — Étude cytotaxonomique de quelques Hypericum de l'Iran. *Rev. Biol. Écol. médit.* 7 (1) : 49-56.

REYNAUD, C., 1981. — Contribution à l'étude cytotaxonomique de genre Hypericum L. en Turquie. II. *Rev. Biol. Écol. médit.* 8 (3-4) : 181-192.

ROBSON, N. K. B., 1977. — Studies in the genus Hypericum L. (Guttiferae). I. Infrageneric classification. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* (*Bot.*) 5 : 291-355.



Pl. 4. — **Hypericum empetrifolium** : **1**, graine × 42 ; **2**, papilles × 560. — **H. jovis** : **3**, graine × 42 ; **4**, papilles × 560. — **H. lydium** : **5**, graine × 42 ; **6**, papille × 560.

Robson, N. K. B., 1981. — Studies in the genus Hypericum L. (Guttiferae) 2. Characters of the genus. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* (*Bot.*) 8 (2) : 55-226.

Schnarf, K., 1914. — Beiträge zur Kenntnis der Samentwicklung einiger europäischer Hypericum-Arten. *Sber. Akad. Wiss. Wien, Math-Nat. Kl.* 1, 123 : 159-188.



Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4^e^ sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 1 : 97-103.

A new species of *Dolichandrone* (*Bignoniaceae*) from S.E. Asia

T. Santisuk

Résumé : Description d'une nouvelle espèce de *Dolichandrone* de l'Asie du S.E., accompagnée d'une clé de détermination des 3 espèces existant dans cette région.

Summary : A new species of *Dolichandrone* from S.E. Asia is described, and a key is provided for the identification of the 3 species occurring in this area.

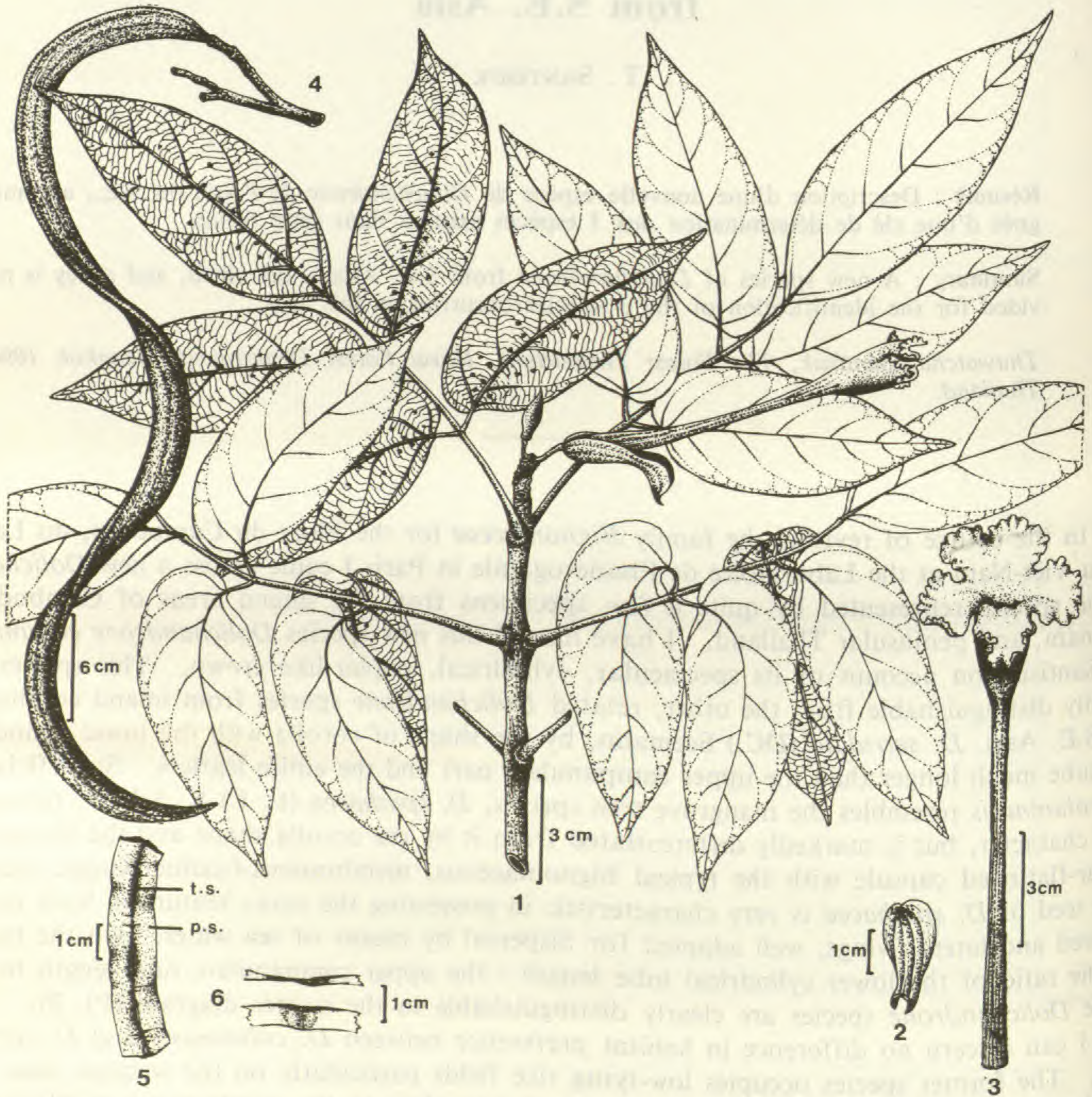
Thawatchai Santisuk, The Forest Herbarium, Royal Forest Department, Bangkok 10900, Thailand.

In the course of revising the family *Bignoniaceae* for the Flore du Cambodge, du Laos et du Viêt-Nam at the Laboratoire de Phanérogamie in Paris I came across a new *Dolichandrone* species represented by quite a few specimens from the inland areas of Cambodia, Vietnam, and peninsular Thailand. I have named this new species *Dolichandrone columnaris* Santisuk on account of its spectacular, cylindrical, poplar-like crown. This species is readily distinguishable from the other, related *Dolichandrone* species from inland continental S.E. Asia, *D. serrulata* (DC.) Seemann, by the shape of corolla with the lower cylindrical tube much longer than the upper campanulate part and the entire leaflets. Superficially *D. columnaris* resembles the mangrove tree species, *D. spathacea* (L. f.) K. Schum. through leaf character, but is markedly differentiated from it by the corolla shape and the elongate, linear-flattened capsule with the typical bignoniaceous, membranous-hyaline winged seeds. The seed of *D. spathacea* is very characteristic in possessing the corky texture in both body of seed and lateral wings, well adapted for dispersal by means of sea water. On the basis of the ratio of the lower cylindrical tube length / the upper campanulate tube length these three *Dolichandrone* species are clearly distinguishable in the scatter diagram (Pl. 2).

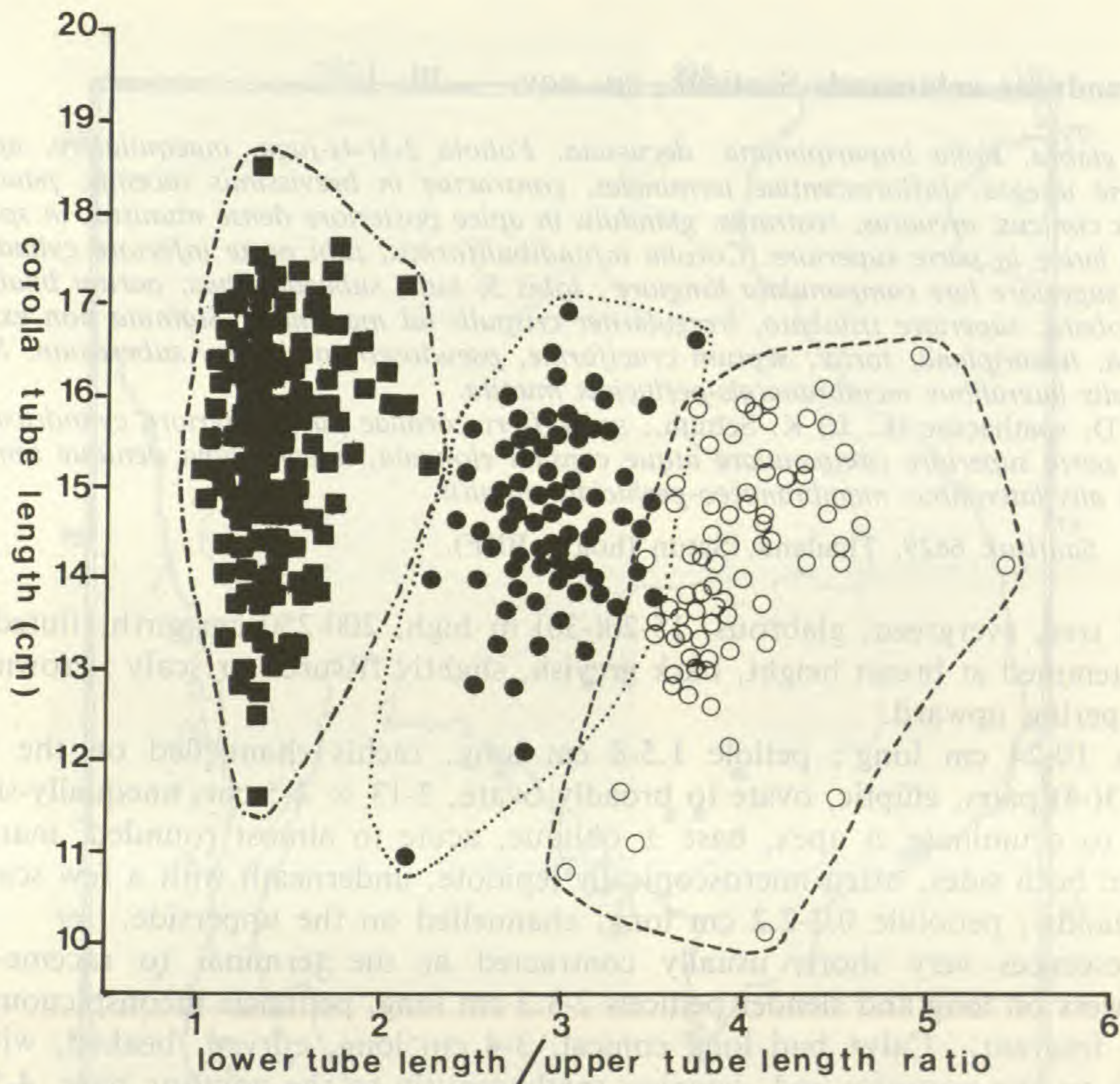
I can discern no difference in habitat preference between *D. columnaris* and *D. serrulata*. The former species occupies low-lying rice fields particularly on the western coast of the lower peninsular Thailand (Satun Province) extending to the northermost of Malaysia (Perlis and N. Kedah). The trees are rather scattered towards the eastern coast of the peninsular Thailand until Suratthani Province. In Cambodia the trees are found far inland, e.g. Kompong Cham and Siem Reap (Pl. 3). The latter species occupies similar habitat but has a more northern distribution in the areas of seasonal vegetation types.

The specimens of *D. columnaris* were hitherto mistaken for *D. spathacea* (cf. Santi-

SUK, 1974 : *Bignoniaceae*, Thai For. Bull. Bot. 8 : 20 ; VAN STEENIS, 1977 : *Bignoniaceae*, Fl. Mal. 1 (8) : 142-144 incl. fig. 16). Following close examination and extensive field study in the peninsular Thailand in 1984, I am convinced that *D. columnaris* is a well-marked species, remarkably different from *D. spathacea* from both taxonomical and ecological points of view.



Pl. 1. — **Dolichandrone columnaris** Santisuk : 1, flowering branchlet ; 2, calyx (posterior side) ; 3, corolla ; 4, mature capsule ; 5, portion of septum (p.s. : pseudoseptum ; t.s. : true septum) ; 6, winged seed. (*Santisuk 6629*).



Pl. 2. — Scatter diagram showing range of corolla tube length and lower cylindrical tube length / upper campanulate tube length ratio in **Dolichandrone serrulata** (DC.) Seemann (solid blocks), **D. spathacea** (L. f.) K. Schum. (solid circles) and **D. columnaris** Santisuk (open circles). All measurements are based on fresh material.

KEY TO SPECIES OF DOLICHANDRONE IN S.E. ASIA

1. Lower cylindrical tube of corolla slightly longer than campanulate-widened upper tube ; leaflets remotely serrate to obscurely serrate ; seeds thin, rectangular, with lateral membranous-hyaline wings ; inland tree. . . . . *D. serrulata*

1′. Lower cylindrical tube of corolla much longer than campanulate-widened upper tube ; leaflets entire ; seeds thick, corky, or thin, with lateral membranous-hyaline wings.

2. Capsule elongate, linear-flattened ; pseudoseptum broad, thick, corky ; seeds very thin, with lateral membranous-hyaline wings ; lower cylindrical tube of corolla at least three times as long as campanulate-widened upper tube ; inland tree. . . . . *D. columnaris*

2′. Capsule elongate, subcylindrical, slightly compressed ; pseudoseptum flattened, hard ; seeds and lateral wings thick, corky ; lower cylindrical tube of corolla about twice as long as campanulate-widened upper tube ; back-mangrove tree. . . . . *D. spathacea*

Dolichandrone columnaris Santisuk, *sp. nov.* — Pl. 1.

Arbor, glabra. Folia imparipinnata, decussata. Foliola 2-3(-4)-juga, inaequilatera, apice acuminata, margine integra. Inflorescentiae terminales, contractae in brevissimis racemis, pauciflorae. In gemma calyx conicus, arcuatus, rostratus, glandulis in apice posteriore dense munitus, in spatham aperiens, multo latior in parte superiore. Corolla infundibuliformis, tubi parte inferiore cylindrica saltem triplo parte superiore late campanulata longiore ; lobis 5, latis, subaequalibus, parum bilabiatis, labio inferiore bilobato, superiore trilobato, irregulariter crispulis ad marginem. Stamina non exserta. Capsula elongata, lineariplana, torta ; septum cruciforme, pseudoseptum latum, suberosum. Semina rectangularia, alis lateralibus membranaceis-perlucidis munita.

Affinis D. spathaceae (L. f.) K. Schum., *sed differt corollae parte inferiore cylindrica valde longiore quam parte superiore campanulata atque capsula elongata, lineari-plana denique seminibus rectangularibus alis lateralibus membranaceo-perlucidis munitis.*

TYPUS : *Santisuk 6629*, Thailand, Satun (holo-, BKF).

Inland tree, evergreen, glabrous, 15-20(-30) m high, 200-250 cm girth, fluted at bases, often 2-4-stemmed at breast height, bark greyish, slightly fissured or scaly ; crown cylindric, narrow, tapering upward.

Leaves 10-24 cm long ; petiole 1.5-8 cm long, rachis channelled on the upperside. Leaflets 2-3(-4) pairs, elliptic, ovate to broadly ovate, 3-13 × 2-5 cm, unequally-sided, short acuminate to acuminate at apex, base ± oblique, acute to almost rounded, margin entire, glabrous on both sides, often microscopically lepidote, underneath with a few scattered crateriform glands ; petiolule 0.3-2.2 cm long, channelled on the upperside.

Inflorescences very short, usually contracted at the terminal to raceme-like, with 1-2(-3) flowers on long and slender pedicels 2-3.3 cm long, peduncle inconspicuous. Flower nocturnal, fragrant. Calyx bud long conical, 3-4 cm long, curved, beaked, with a dense gland field on the posterior end, opening spathaceously to the anterior base, 4-5 cm long, much broader in the upper part, 1.2-1.8 cm broad, glabrous. Corolla white, infundibuliform ; the lower tube very long and slender, narrow cylindrical, 8-13 cm long, 4-5 mm broad, slightly dilating at the base, ca. 7 mm broad ; the upper tube much shorter, gradually widening to campanulate part, 2-3.4 cm long, ca. 1.2 cm broad, throat ca. 1.3 cm wide ; lobes 5, rounded, subequal, ca. 2 × 2 cm, weakly 2-lipped into 2 upper and 3 lower, irregularly and strongly crisped along margins, with some scattered large crateriform glands outside the limb. Stamens not exserted, the long pair ca. 2.2 cm long, the short pair ca. 1.7 cm long, glabrous at insertions, a short staminode often present. Ovary elongate, glabrous, microscopically lepidote.

Capsule elongate, linear-flattened, 26-60 × 1.4-2 cm, with tapering end, twisted ; valves greyish brown, flattened, smooth, glabrous, with some scattered dark glands ; true septum very narrow, thin ; pseudoseptum parallel to the valves, broad, thick, corky to ± woody. Seeds numerous, rectangular, thin, 2.5-3 × 0.6-0.8 cm, including lateral membranous-hyaline wings.

MATERIAL EXAMINED : CAMBODIA : *Béjaud 192*, Kompong Cham (P) ; *Harmand s.n.*, 10.1875, Phnom Penh (P) ; *Pierre 5423*, Kompong Speu, Mt. Chereev (P) ; *Poilane 14345 B*, Battambang, entre Thamer-Pouk et Benteai-Chmar (P) ; *15007*, Siem Reap, sud de Samrong Chongkal (P). — VIÊT-NAM : *Evrard 438*, Thuân Hai, Ligne de Saïgon à Nhatrang, Song Long Song (P) ; *Pierre 5419*,



Pl. 3. — Distribution of **Dolichandrone columnaris** Santisuk.



Pl. 4. — **1, 2**, typical tree with fluted stem base of **Dolichandrone columnaris** Santisuk ; **3**, calices and corollas of **Dolichandrone columnaris** Santisuk (right) and **D. serrulata** (DC.) Seemann (left).

Cochinchina, flumen Be (P) ; *Poilane 30484, 30507*, Phanrang, Sông Mao (P). — THAILAND : *Kerr 13776*, Satun, Khuan Pho, alt. ca. 20 m (BK, K) ; *18545*, Phangnga, Bang Toie, alt. ca. 100 m (BK, K) ; *Santisuk 6629*, Rattaphum-Hatyai Route, km 25th (BKF) ; *6630*, Rattaphum-Hatyai Route, near Rattaphum (BKF) ; *6631*, Rattaphum-Satun Route, Thung Nui (BKF) ; *6632*, Satun-Langu Route, Kuandon (BKF) ; *6633*, Langu-Thung Wa Route, km 5th (BKF) ; *6634*, Trang, Yan Ta Khao-Thung Wa Route, near Yan Ta Khao (BKF) ; *6635*, Trang-Huai Yod Route (BKF) ; *6636*, Huai Yot-Thung Song Route, about halfway (BKF) ; *6637*, Nakhon Si Thammarat, near Thung Song District (Thung Song-Huai Yot Route) (BKF) ; *6638*, Thung Song Wiang Sa Route, km 211th, Thung Yai District (BKF) ; *6639*, Suratthani, Nasan (BKF) ; *6640*, Phun Phin (Wieng Sa-Suratthani Route, ca. 20 km south of Suratthani) (BKF) ; *Smitinand s.n. (BKF n° 25104)*, Bang Bao (BKF) ; *Vanpruk 660*, Trang, alt. 10-100 m (BKF, K).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 1 : 105-110.

Contribution à l'étude du genre *Hemionitis* L.
3. La ramification de *H. arifolia* (Burm.) Moore (*Adiantaceae*) et conclusions générales relatives à ce genre

P. Nicolas

Résumé : La ramification caulinaire n'a pu être observée que chez *Hemionitis arifolia*. Son origine se situe dans le pétiole, au niveau de la région basale d'une fronde nécrosée. Il existe une connection vasculaire entre la trace raméale et la trace foliaire. L'évolution anatomique de cet axe rappelle celle de la plantule issue de spore et celle de la bulbille. Deux espèces seulement ont été étudiées chez le genre *Hemionitis*, mais des conclusions générales ont pu être établies. Étant donné les similitudes qui existent entre *H. arifolia* et *H. palmata*, on peut penser que ces observations peuvent sans doute s'appliquer à l'ensemble du genre.

Summary : The cauline ramification could be observed only in *Hemionitis arifolia*. Its point of origine is within the stipe, at the base of a dead leaf. There is a vascular connection between branch trace and leaf trace. The anatomical evolution of this rhizome recalls that of the young sporophyte and that of the bulbil. Only two species of *Hemionitis* genus were studied, nevertheless it has been possible to draw some general conclusions. Because of the similarities between *H. arifolia* and *H. palmata*, one can think that these observations very likely apply to the whole genus.

Pierre Nicolas, Laboratoire de Cytologie végétale, Cytotaxinomie et Ptéridologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.

Nos études concernant *Hemionitis arifolia* (Nicolas, 1983*a*) et *Hemionitis palmata* (Nicolas, 1984) ne nous avaient pas permis d'observer leur mode de ramification. D'ailleurs, Nayar (1956, 1962) fait déjà remarquer que cette ramification est rare chez ce genre. Nous-même, nous ne l'avons observée récemment qu'à trois reprises, uniquement chez *H. arifolia*, et ceci malgré les très nombreux échantillons d'âge et d'origine très divers dont nous disposons en culture [1]. Une telle formation n'est décelable ni chez les jeunes plantules issues de spore, ni chez les jeunes bulbilles foliaires.

La ramification ne se rencontre que sur des portions très âgées de rhizome, où ne subsistent plus que les parties basales des frondes. Elle est initiée au niveau d'une feuille et prolonge ainsi vers le haut l'une quelconque de ces bases pétiolaires. Mais nous n'avons jamais

1. Pour les techniques utilisées, voir Nicolas (1976, 1979 et 1983*a*).

pu saisir les premiers stades de développement de cette formation. La base de l'axe raméal est beaucoup plus étroite que sa partie supérieure et elle n'adhère que très faiblement au pétiole, ce qui pourrait expliquer les difficultés que l'on a à observer une ramification encore en place. Sur la base pétiolaire qui la porte on n'observe aucune modification morpho-anatomique. La morphologie de la ramification est semblable à celle du rhizome adulte. Les frondes ont une insertion spiralée sur l'axe. Les racines sont émises sans rythme précis, mais plusieurs d'entre elles peuvent être initiées avant l'apparition de la première feuille.

Compte tenu de ce que nous savons des genres *Adiantum* et *Hemionitis*, on peut supposer que cette ramification est une fronde transformée en axe comme chez *Adiantum capillus-veneris* L. (NICOLAS, 1976) ou un appendice caulinaire formé à la base d'un pétiole senescent. L'étude anatomique va nous renseigner sur sa véritable origine.

ÉTUDE ANATOMIQUE

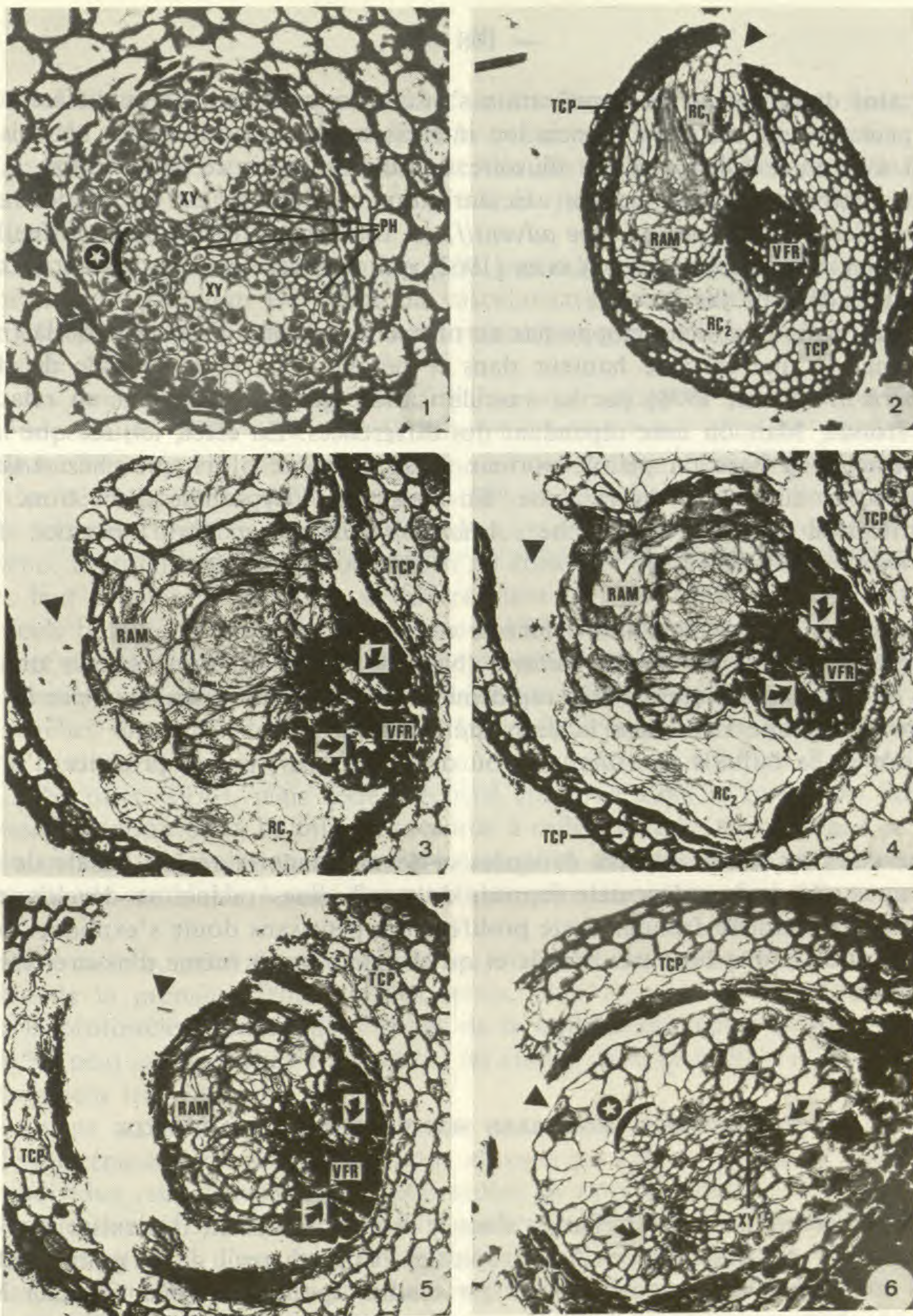
La région apicale de l'axe présente une initiale caulinaire tétraédrique caractéristique. Les cellules apicales des frondes et des racines sont identiques à celles observées chez les différents axes de cette espèce (NICOLAS, 1983*a*). En ce qui concerne l'anatomie de l'axe, du sommet vers sa base, on observe, successivement, une dictyostèle typique d'axe adulte, puis la série classique : solénostèle, siphonostèle, et protostèle (Pl. 1, *2, 3*). L'origine de la protostèle qui matérialise celle de l'axe (Pl. 1, *4, 5*) se situe au niveau où les deux pôles du xylème pétiolaire sont les plus rapprochés ; c'est-à-dire au niveau de l'ilôt de cellules de xylème situé entre ces deux pôles (Pl. 1, *1, 6* et NICOLAS, 1983*a*). Plusieurs racines sont initiées avant l'émission de la première fronde. Elles peuvent être visibles, quelquefois, dès le stade de la protostèle (Pl. 1, *2*) et surtout au niveau de la solénostèle fermée. Toutefois, l'émission de la première fronde se situe plus haut, à partir de la solénostèle ouverte en « U ».

DISCUSSION

Comme nous l'avons déjà signalé à différentes reprises, la ramification caulinaire est rare chez le genre *Hemionitis*. Ceci est sans doute accentué par le fait qu'elle se détache très facilement de l'organe émetteur. Mais nous ne l'avons jamais observée chez *H. palmata*.

La ramification ne se rencontre que sur des portions âgées de rhizomes où ne subsistent plus que les bases pétiolaires. Celles-ci ont donc conservé une certaine activité ; leurs potentialités organogènes sont-elles liées à leur âge ou (et) à leur position (éloignement de l'apex), ce qui relèverait d'une corrélation ?

Le rameau s'insère sur le tronc vasculaire, à *l'intérieur* d'un pétiole, en un point où cette vascularisation est plus ou moins séparée des tissus corticaux grâce à la désorganisa-



Pl. 1. — **Hemionitis arifolia** (Burm.) Moore : **1**, base du pétiole d'une fronde vivante en CT ; présence de deux masses distinctes de phloème (PH) et de xylème (XY) ainsi que d'un îlot de quelques cellules de xylème (étoile) × 575 (P.A.S. — F.G.) ; **2** à **6**, coupes transversales dans la région basale du pétiole d'une fronde senescente et nécrosée, du sommet vers la base du bourgeon inclus dans les tissus pétiolaires. La ramification (RAM) se situe dans la région où les tissus corticaux pétiolaires (TCP) sont nécrosés (triangle). Les deux groupes de cellules de xylème de la vascularisation de la fronde (VFR) sont indiqués par une flèche (P.A.S. — F.G.) ; **2**, émission de la première racine (RC_1) par la protostèle de la ramification ; une autre racine (RC_2), moins âgée, est visible × 135 ; **3**, individualisation de la vascularisation de la ramification (RAM) × 230 (coupe située à 48 μm de la précédente) ; **4**, **5**, émission de la trace raméale par la trace foliaire × 225 (4, coupe située à 16 μm de la précédente ; 5, coupe située à 168 μm de la précédente) ; **6**, structure anatomique, classique, de la base du pétiole × 225 (coupe située à 384 μm de la précédente). — (P.A.S. — F.G. : réaction PAS et coloration au fastgreen).

tion de certains d'entre eux. La ramification s'insère donc sur des tissus différenciés : son origine ne peut être qu'une dédifférenciation intéressant des cellules situées au voisinage ou appartenant à la trace foliaire. Il est illusoire de pouvoir saisir ce stade initial.

L'étude anatomique révèle que la vascularisation du rameau est en relation avec celle de la fronde. Cette formation, de *type adventif*, est totalement tributaire de la feuille. Nous sommes ainsi en contradiction avec NAYAR (1962) qui considère que « where branches occur they are independent of the leaves ».

Cette ramification ne se développe pas au niveau de la zone d'insertion de la fronde sur le rhizome mais à une certaine hauteur dans le pétiole. Elle rappelle celle de *Adiantum capillus-veneris* (NICOLAS, 1976) par sa vascularisation qui est également en relation avec celle de la fronde. Mais on note cependant des différences. En effet, ici, lorsque la ramification se détache, la base du pétiole porteur persiste encore alors que chez *Adiantum* la rupture s'effectue au niveau du rhizome. En revanche, l'hypothèse d'un tronc commun fronde-ramification tel qu'il existe chez *Adiantum hispidulum* SW. (NICOLAS, 1979) est exclue ici.

L'évolution de la vascularisation raméale ressemble :

1) à celle de *Adiantum capillus-veneris* (NICOLAS, 1976) où l'on observe un niveau à solénostèle ouverte qui se referme très rapidement pour s'ouvrir à nouveau par la suite. Ce n'est que plus tard que s'établiera la dictyostèle typique ;

2) à celle de la bulbille de *Adiantum* ou de *Hemionitis*, par la présence d'une protostèle basale.

Comme chez ces autres espèces évoquées ci-dessus, dans la région basale de l'axe, en particulier au stade de la solénostèle fermée, de nombreuses racines se développent avant l'apparition de la première fronde. Cette prolifération peut sans doute s'expliquer par le fait que la ramification a une base très fragile et qu'elle doit être à même d'assurer très rapidement sa survie.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES SUR LE GENRE *HEMIONITIS*

Le genre *Hemionitis* est peu répandu dans le monde. En effet, il n'existe que 8 espèces qui se rencontrent en Amérique et Asie tropicales. Compte tenu de la grande difficulté à obtenir du matériel vivant, nous n'avons pu étudier que *H. arifolia* (Burm.) Moore et *H. palmata* L. Néanmoins, nous dresserons un parallèle entre ces deux espèces et tenterons une synthèse.

La morphologie des cellules apicales des axes, des frondes et des racines, chez les deux espèces, est semblable. Il en est de même de l'orientation des apicales foliaires : le plan de symétrie de l'apicale est orienté perpendiculairement à l'axe longitudinal de l'organe émetteur.

La trace foliaire est unique bien qu'elle soit constituée de deux groupes distincts de

xylème. Nous avons pu mettre en évidence chez les deux espèces, entre ces deux groupes de xylème, un ilôt de cellules de xylème dont la présence n'a jamais été signalée. De même, nous avons mis en relief une masse cellulaire très particulière (cellules lignifiées ?), coiffant la partie concave de la trace foliaire, propre à *H. palmata*. Ceci constitue à nos yeux un caractère systématique intéressant.

Chez la jeune plantule issue de spore, la parité fronde-racine subsiste beaucoup plus longtemps chez *H. palmata*. De même, la vascularisation caulinaire de *H. arifolia* est plus complexe (dictyostèle composée de plusieurs méristèles) que celle de *H. palmata* (solénostèle ou dictyostèle à 2 méristèles).

Chez ces deux espèces, des bulbilles foliaires se développent sur le limbe de *n'importe quelle* fronde adulte. Elles sont relativement plus nombreuses chez *H. palmata* que chez *H. arifolia* où l'on ne peut en compter qu'une à trois sur une même fronde. Ces formations épiphylles se développent au fond d'un sinus foliaire (région basale du limbe chez *H. arifolia*). Nous sommes conduit à penser qu'il existe un rapport entre la profondeur d'un sinus et la présence d'un tel bourgeon. Nous avons pu constater que toutes les bulbilles sont fonctionnelles, leur cellule apicale d'axe se différenciant très tôt. Mais quel que soit leur nombre, une seule bulbille se développe en un axe feuillé et poursuivra plus ou moins longtemps sa croissance sur la fronde. Il s'agit sans doute d'une inhibition de corrélation.

Les premières frondes initiées par la bulbille peuvent, à leur tour, porter des formations épiphylles ; elles ont donc des potentialités qui manquent aux premières frondes du jeune sporophyte issu de spore. On a déjà noté une telle particularité chez *Adiantum capillus-veneris* L. (NICOLAS, 1976), mais cette précocité concerne alors la formation de sores.

La vascularisation de la bulbille se raccorde à celle du limbe au voisinage de la bifurcation d'une nervure. L'évolution de la vascularisation de l'axe est la même chez les deux espèces et elle est semblable à celle des plantules issues de spore ; elle débute par une protostèle.

Plusieurs racines, généralement initiées au niveau de la solénostèle, sont visibles avant l'apparition de la première fronde. Quelquefois, chez *H. arifolia*, la première racine est émise par la protostèle. Comme dans le cas de la bulbille caulinaire de *Adiantum capillus-veneris* on ne peut ignorer, chez *Hemionitis*, les stades de la protostèle et de la siphonostèle bien qu'ils soient très fugaces.

Nous avons accordé une attention toute particulière à la ramification de *Hemionitis* puisqu'elle est réputée être rare. Hélas, nous n'avons pu l'observer chez *H. palmata*, même chez des individus relativement âgés. Cette espèce se ramifie-t-elle ?

La ramification de *H. arifolia* est très singulière : l'axe est une formation adventive qui se développe à l'intérieur d'une base pétiolaire, le reste de la fronde ayant disparu. Une partie des tissus pétiolaires manque et la vascularisation du rameau se raccorde à la trace foliaire sans qu'il y ait modification de la structure anatomique de cette dernière. Cette origine tardive, la fronde étant sénescente et nécrosée, conduit à penser que ces tissus vasculaires ont conservé leur vitalité. Mais, la présence-absence de ces rameaux ne paraît obéir à aucune règle.

Le point de liaison entre le rameau et la vascularisation foliaire est de diamètre réduit, ce qui explique sa fragilité et peut-être aussi l'initiation précoce de racines, souvent avant l'émission de la première fronde. En dépit de son origine adventive, l'évolution vasculaire de cet axe est de type classique.

Compte tenu des similitudes que nous venons de mettre en relief entre *H. arifolia* et *H. palmata*, on peut supposer que la ramification de cette dernière espèce, si elle existe, est à peu près semblable à celle de *H. arifolia*. Chez ces deux espèces, la multiplication végétative, par bulbilles foliaires, joue un rôle très important, comme c'est également le cas chez de nombreuses autres fougères. Mais ce qui nous paraît le plus original, ici, c'est le mode de ramification « *intra-foliaire* » qui n'a, à notre connaissance, jamais été décrit jusqu'ici.

Dans ce genre, aucune ramification caulinaire typique ne paraît exister. Cette absence est-elle liée, par une sorte de compensation, à la formation de bulbilles foliaires ou de bourgeons adventifs que nous venons d'évoquer ?

BIBLIOGRAPHIE

NAYAR, B. K., 1956. — Studies in Pteridaceae. II. Hemionitis Linn. *J. Indian Bot. Soc.* 35 : 333-343.

NAYAR, B. K., 1962. — Ferns of India. V. Hemionitis. *Bull. Nat. Bot. Gard.*, India 67 : 1-13.

NICOLAS, P., 1976. — Contribution à l'étude morphologique et histologique de Adiantum capillus-veneris L. (Adiantaceae), Filicinée Leptosporangiée. *Naturalia Monspeliensia*, sér. Bot., 26 : 129-180, 9 pl.

NICOLAS, P., 1979. — A propos de la ramification de Adiantum hispidulum Sw. (Adiantaceae, Filicinée Leptosporangiée). *Naturalia Monspeliensia*, sér. Bot., 31 : 1-13, 2 pl.

NICOLAS, P., 1983*a*. — Contribution à l'étude du genre Hemionitis L. I. Morphologie et anatomie de H. arifolia (Burm.) Moore (Adiantaceae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 5, section B, *Adansonia*, n° 1 : 109-120.

NICOLAS, P., 1983*b*. — Étude morpho-anatomique de Coniogramme japonica (Thunb.) Diels (Filicinée Leptosporangiée). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 5, section B, *Adansonia*, n° 2 : 189-198.

NICOLAS, P., 1984. — Contribution à l'étude du genre Hemionitis L. 2. Morphologie et anatomie de H. palmata L. (Adiantaceae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 6, section B, *Adansonia*, n° 3 : 359-367.

Revue bibliographique — *Review*

D. J. Mabberley. *Tropical Rain Forest Ecology.* The Blackie Publishing Group, Glasgow et London, 156 p., 18 fig. (1983).

L'ouvrage que vient de publier D. J. Mabberley dans la collection *Tertiary Level Biology*, a pour but, comme le dit l'auteur dans la préface, d'être « an introductory text for undergraduates ». L'excellente synthèse qu'il nous présente — sous une forme évidemment concise — pourra cependant intéresser un public plus large, et même constituer un document utile pour les spécialistes.

Dans les neuf chapitres qui constituent ce volume, l'auteur traite successivement :

— la rain forest tropicale, sur un plan général ;
— le milieu physique et ses variations ;
— les sols tropicaux, et particulièrement forestiers ;
— les changements biologiques, et notamment les séries évolutives ;
— les éléments de « diversité », géographiques, morphologiques, saisonniers ;
— la richesse spécifique ;
— la coévolution et la coexistence (pollinisation, dispersion des espèces, etc.) ;
— l'homme dans la rain forest et son action ;
— les modifications actuelles de la rain forest.

Au début de l'ouvrage, l'auteur a le mérite de définir ce qu'il entend par le terme de rain forest, que divers auteurs ont utilisé dans des sens plus ou moins larges. Mabberley inclut dans ce vocable divers types forestiers particuliers, comme les forêts riveraines. Il souligne que ce grand type forestier peut déborder le cadre des Tropiques géographiques (notamment en Chine, au Brésil, en Australie). L'auteur fait justice de certaines conceptions erronées ; les véritables rain forests ne sont pas, comme certains l'avaient dit, impénétrables. Il discute aussi la notion de « forêt primaire ».

Dans un aperçu floristique qui s'étend au monde tropical humide, il expose les caractères des flores tropicales : abondance des Rubiacées, formes ligneuses dans les taxons qui ne présentent que des formes herbacées dans les régions tempérées, grande richesse des flores, etc. Il évoque ensuite, très brièvement, l'histoire des forêts tropicales au cours des temps géologiques, et en relation avec la tectonique des plaques et les disjonctions continentales. En page 16, il donne une carte de la reconstitution probable des continents au Crétacé supérieur. Il évoque aussi les fluctuations quaternaires, en relation avec les variations climatiques. Enfin, dans le même chapitre 2, sont exposées des données climatiques.

Dans le chapitre 3 sont traitées les questions relatives aux sols tropicaux, à leurs implications dans les divers types forestiers, évoquant notamment, pour l'Amazonie, les forêts de terre ferme, de *varzea* (inondables), d'*igapos* (marécageuses). Dans ce même chapitre sont brièvement exposées les questions relatives aux mycorhizes, au rôle des termites dans la « redistribution » de la matière organique. A ce dernier propos, il rappelle que dans les rain forests du Zaïre, on a dénombré jusqu'à 870 colonies de termites par hectare.

Dans le chapitre 4 sont évoquées entre autres, les théories anciennes sur les séries évolutives, et les conceptions modernes. Les « ouvertures » (gaps) de la rain forest ont un rôle important, créant une structure en « mosaïque ». Les chutes d'arbres interviennent dans ces ouvertures de la forêt, et certains animaux (particulièrement les herbivores) peuvent maintenir ces « gaps ». Ceci amène l'auteur à parler des espèces pionnières, et de leurs structures. Les périodes de défoliaison jouent un rôle dans la régénération à partir d'espèces héliophiles. La dormance des graines des espèces pionnières est brièvement rappelée et discutée. Des exemples de groupements secondaires évoluant vers une éventuelle

reconstitution forestière sont donnés brièvement, pour l'Afrique, l'Asie, l'Amérique. Le rôle des animaux dans les successions végétales est, à juste titre, rappelé : pollinisation, dispersion des diaspores.

Le chapitre 5 traite de la « diversité ». L'existence des émergents est rappelée, avec quelques exemples. Les homologies floristiques entre les stades évolutifs sont évoquées ; l'auteur cite à ce propos les *Cecropia* d'Amérique et les *Musanga* d'Afrique. La diversité morphologique est exposée, et l'auteur rappelle (Fig. 8, p. 61) les types architecturaux des arbres, tels qu'ils ont été définis par F. Hallé & Oldeman. Divers types morphologiques sont exposés : épiphytes « étrangleurs », lianes, etc. L'aspect phénologique est évoqué : irrégularité de la floraison des arbres, défoliaison, etc. La périodicité de la croissance fait l'objet d'un bref développement. L'auteur cite le cas de *Terminalia catappa* (qui n'est pas un arbre de rain forest) qui possède deux flush par an.

Le chapitre 6 est consacré à la richesse floristique. Le rôle des « refuges » lors de périodes climatiques sèches est évoqué. L'auteur rappelle qu'à Trinidad, il existe 19 espèces de *Miconia* qui fructifient successivement, ce qui aurait pour effet d'éviter une compétition interspécifique.

Dans le chapitre 7, sont évoqués les phénomènes de co-évolution. A ce propos il rappelle les divers modes de pollinisation, par les insectes, les oiseaux, les chauves-souris. De même sont cités les types de dispersion des diaspores, par les oiseaux, les primates, les poissons, les fourmis. A ce propos est rappelée brièvement la question des « myrmécophytes », pour lesquels l'auteur cite certains *Acacia* d'Amérique centrale.

Avec le chapitre 8, l'auteur aborde les relations de l'homme avec la forêt. Quelques exemples sont cités. En Australie l'extension des formations à *Eucalyptus* pourrait sans doute s'expliquer par une action ancienne des aborigènes. Le cas des Indiens d'Amazonie, et celui des Pygmées d'Afrique forestière, sont évoqués.

Dans le chapitre 9, l'auteur rappelle les récentes modifications qu'a pu apporter l'homme dans l'aire des rain forests. Les défrichements culturaux sont une des causes majeures de dégradation. L'époque actuelle a besoin de bois pour la pâte à papier. La déforestation pour l'élevage est une cause importante de la déforestation. Ceci amène l'auteur à évoquer la dégradation des sols forestiers, et la nécessité de conserver l'héritage biologique que constitue la végétation forestière.

Enfin, dans un bref *Postscript*, l'auteur tire quelques conclusions, notamment en disant que l'écologie ne saurait être étudiée sans l'appui de l'évolution, de la biogéographie et de la taxonomie.

La bibliographie est classée par chapitres, les références étant ordonnées selon les chiffres cités dans le texte de chacun d'eux. Ceci a évidemment l'avantage de ne pas alourdir le texte par des citations. On notera que cette bibliographie — forcément concise en raison du but poursuivi, qui est de fournir un instrument de travail aux jeunes chercheurs — est foncièrement anglophone, l'ouvrage étant apparemment surtout destiné à des lecteurs eux-mêmes anglophones.

Le volume publié par Mabberley est bien structuré. Bien que concis par la force des choses, il donne un premier aperçu assez complet des questions relatives aux rain forests tropicales. La bibliographie, portant essentiellement sur des travaux récents, permettra aux chercheurs de retrouver une documentation plus complète.

Tel qu'il est conçu, l'ouvrage est une excellente introduction, ouvrant la voie à des travaux futurs. De tout cela il convient de féliciter l'auteur.

R. Schnell.

Achevé d'imprimer le 25 juin 1985.

Le Bulletin du 4e trimestre de l'année 1984 a été diffusé le 25 avril 1985.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 001 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur des collections conservées dans ses Laboratoires, mais depuis 1970, surtout, la revue est ouverte aux divers aspects des différentes disciplines.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (n° 1 à 522) ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, n° 1 à 356 ; Sciences de la Terre, n° 1 à 70 ; Botanique, n° 1 à 35 ; Écologie générale, n° 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, n° 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, fusionnant en 1981 avec Adansonia ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE (BOTANIQUE)

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées.

T. 26. Diptérocarpacées. Taxonomie. Phylogénie. Écologie (Entretiens du Muséum, Paris, 14-17 juin 1977), 1979, 162 p., pl., fig.

T. 27. Palynologie et Climats (Entretiens du Muséum, Paris, 16-18 octobre 1979), 1980, 304 p., pl., fig.

T. 28. Roquebert, M.-F. Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques, 1981, 79 p., pl., fig., 4 tabl.

T. 29. Keddam-Malplanche, M. Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : morphologie et tendances évolutives, 1985, 109 p., 16 pl., fig., 18 tabl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

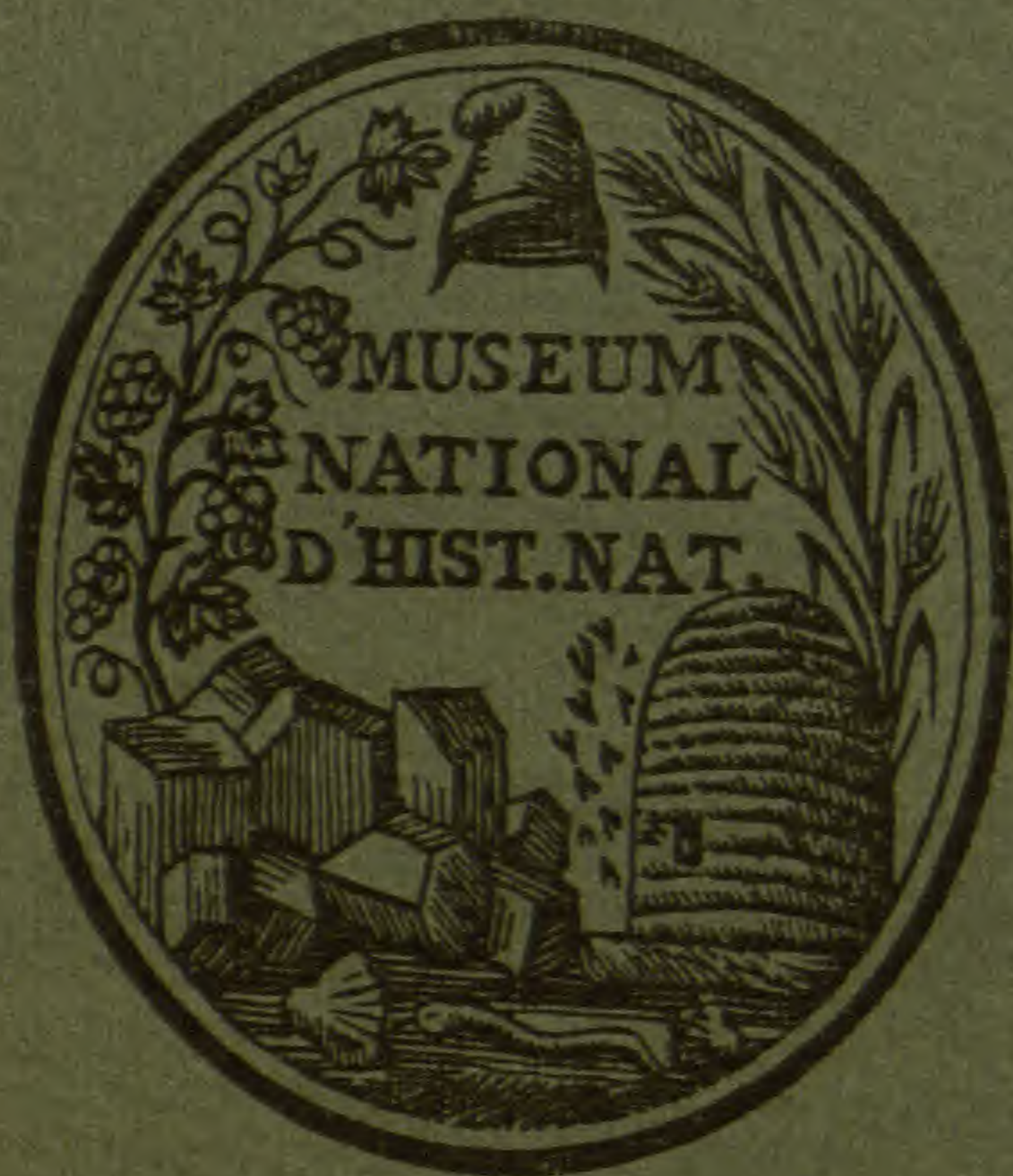
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25, CCP La Source 33.075.20 W).

- — Flore de Madagascar et des Comores, 91 vol. parus.
- — Flore du Gabon, 26 vol. parus.
- — Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 21 vol. parus.
- — Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 14 vol. parus.
- — Flore du Cameroun, 27 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 331.35.21).

- — Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- — Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- — Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0240-8937

QK1
.B93

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique
phytochimie

MISSOURI BOTANICAL
DEC 3 1985
GARDEN LIBRARY

4e SERIE T. 7 1985 N° 2

Avril-Juin 1985

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur J.-F. LEROY, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédaction : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc...

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 336.47.25. Ils sont examinés par le Comité de lecture et soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscule, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

ILLUSTRATIONS : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

TIRÉS-à-PART : 50 tirés-à-part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60.

Abonnements pour l'année 1985 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1 260 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 780 F.
Section B : Adansonia, botanique : 360 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 250 F

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 7, 1985, section B, *ADANSONIA*, n° 2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

SCHOTSMAN, H. D. — Une nouvelle espèce de Callitriche (Callitrichaceae) de Papoua-Nouvelle-Guinée : C. cycloptera Schotsm. 115

A new species of Callitriche (Callitrichaceae) from Papua-New-Guinea : C. cycloptera Schotsm.

RAYNAL-ROQUES, A. — Striga baumannii Engl. (Scrophulariaceae), espèce hémiparasite et géopyrophyte. 123

Striga baumannii Engl. (Scrophulariaceae), a hemiparasitic and geopyrophytic species.

SREEKUMAR, P. V., NAIR, V. J. & NAIR, N. C. — Ischaemum keralensis, a new species of Poaceae from Kerala (India) 135

Ischaemum keralensis, nouvelle espèce de Poaceae du Kerala (Inde).

DE FAŸ, E. — Recherche de marqueurs du mode de croissance cambiale chez Hevea brasiliensis (Euphorbiaceae) : Les anneaux de croissance rythmique du bois juvénile. 139

A study of markers of cambial growth patterns in Hevea brasiliensis (Euphorbiaceae) : The rhythmic growth rings of the juvenile wood.

LEBRUN, J.-P., STORK, A. L., NILSSON, S. & WÜEST, J. — Une nouvelle espèce de Neuracanthus (Acanthaceae) du Kenya septentrional. 155

A new species of Neuracanthus (Acanthaceae) from northern Kenya.

NILSSON, L. A. & JONSSON, L. — The pollination specialization of Habenaria decaryana H. Perr. (Orchidaceae) in Madagascar 161

La pollinisation chez Habenaria decaryana H. Perr. (Orchidaceae) à Madagascar.

DEROIN, T. — Contribution à la morphologie comparée du gynécée des Annonaceae-Monodoroideae. 167

Contribution to the comparative morphology of the gynoecium of Annonaceae-Monodoroideae.

DAWSON, J. W. — New species of New Caledonian Tristaniopsis Brongn. & Gris (Myrtaceae) and comments on other species 177

Nouvelles espèces néo-calédoniennes de Tristaniopsis Brongn. & Gris (Myrtaceae) et notes sur d'autres espèces.

PEYRE DE FABRÈGUES, B. — Aristida longiflora Schumach. et A. pallida Steud. (Gramineae) : taxa distincts.. 195

Aristida longiflora Schumach. and A. pallida Steud. (Gramineae) : distinct taxa.

RAO, T. A. & NAYAK, P. — On foliar sclereids in the tribe Penianthea of the Menispermaceae. 203

A propos des sclérites foliaires dans la tribu des Peniantheae (Menispermaceae).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 115-121.

Une nouvelle espèce de *Callitriche* (*Callitrichaceae*) de Papoua-Nouvelle-Guinée : *C. cycloptera* Schotsm.

H. D. SCHOTSMAN

Résumé : Description de *Callitriche cycloptera* Schotsm., nouvelle espèce provenant du SE de Papoua-Nouvelle-Guinée, connue seulement de 2 localités dans les montagnes de Goropu (Mt. Suckling). Quelques caractères anatomiques du fruit sont mentionnés.

Summary : Description of *Callitriche cycloptera* Schotsm., a new species from SE Papua-New-Guinea, only known from 2 localities in the Goropu Mountains (Mt. Suckling). Some anatomical characters of the fruit are given.

Henriette D. Schotsman, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Les Callitriches de la Nouvelle-Guinée, peu abondantes, vivent au-dessus de 1700 m (VAN ROYEN, 1983). La plupart possèdent des rosettes flottantes à feuilles spatulées et/ou des feuilles submergées linéaires.

La taxonomie est assez confuse. MERRILL & PERRY ont distingué 2 espèces : *Callitriche papuana* Merr. & Perry (MERRILL & PERRY, 1941) et *C. verna* L. (MERRILL & PERRY, 1948). BACKER (1951) retient une seule espèce : *C. verna* L., dont les deux formes aquatiques sont représentées en Nouvelle-Guinée. HOOGLAND (1958) identifie l'une de ses récoltes à *C. papuana* Merr. & Perry. D'après VAN ROYEN (1983), tous les échantillons appartiennent à *C. palustris* L. ; parmi les localités citées dans son travail, figure la région du Mt. Suckling (= Montagnes de Goropu).

Ces montagnes, situées dans le SE de la Papoua-Nouvelle-Guinée (ca. 9°41′ S, 149°12′ E) furent explorées en 1972 lors d'une expédition botanique organisée par trois Instituts : Rijksherbarium (Leyde, Pays-Bas), Division of Botany, Dpt. of Forests (Lae, Papoua-Nouvelle-Guinée) et Division of Landresearch, C.S.I.R.O. (Canberra, Australie). En étudiant les récoltes des Callitriches, nous avons pu distinguer deux espèces. L'une se présente sous forme aquatique à rosettes flottantes. En revanche, deux échantillons appartiennent à un groupe de Callitriches très différent : il s'agit d'une espèce « terrestre », donc d'un *Callitriche* qui ne forme pas d'accomodats aquatiques à rosettes flottantes ou à feuilles linéaires. D'après nos connaissances actuelles, c'est la première fois qu'une espèce terrestre a été signalée en Nouvelle-Guinée. Ce *Callitriche* se distingue des espèces terrestres actuellement décrites par plusieurs caractères morphologiques et anatomiques.

MATÉRIEL, MÉTHODES ET DESCRIPTION

L'étude a été effectuée sur des échantillons d'herbier présents dans les Collections du Rijksherbarium (Leyde, Pays-Bas, L). Les fleurs et surtout les fruits sont peu nombreux ; pour cette raison, nous avons utilisé seulement un fruit pour étudier les caractères anatomiques. Des dissections et des coupes transversales colorées au carmin et au vert d'iode ont été effectuées. La même coloration a été utilisée pour les feuilles (nervation et poils) et les fleurs.

Explications sur la columelle : voir SCHOTSMAN (1982) : 116.

Callitriche cycloptera Schotsm., *sp. nov.*

Planta caespitosa, caulibus prostratis, nodis radiciferis, radicans. Folia spathulata, ad 6 mm longa, ad 2,8 mm lata ; pars dilatata vel elliptica vel ovalis vel rhomboidea vel subdeltoidea ; apice subacuminata vel obtusa, sine emarginatura. Pili caulinares a 8 (-10) cellulis radiatim dispositis compositi. Flores probabiliter ebracteolati. Flores ♀ solitarii in axillis foliaribus, breviter pedunculati, stigmatibus divergentibus vel erectis, apice rotundatis, papillis crassiusculis instructis, ad 450 µm longis, apicem versus 80 µm latis. Flos ♂ in latere adaxiali partis inferioris pedunculi floris oriens, ad 500-600 µm longus. Anthera subreniformis, 120-170 µm alta, 250-300 µm lata, 150-200 µm crassa, quadrilocularis. Columella paullum notabilis. Grana pollinis vel subsphaerica vel breviter ellipsoidea, 18-20 µm in diametro vel 20-22 µm longa et 15 µm lata. Fructus latior quam altus, ad 0,9-1,0 mm altus, ad 1,2 mm latus, ad 550 µm crassus, a latere visus plus minusve cordiformis vel subellipticus, colore castaneo. Mericarpia plus minusve regulariter ab alis circumcincta (unde nomen specificum).

Habitat Novam Guineam in montibus Goropu dictis (SE Papoua-Nouvelle-Guinée).

TYPUS : *Veldkamp & Stevens 5594*, Papua-New-Guinea, Goropu Mountains (Mt. Suckling) ; Pumpunipon grassplain, in shade of forest edge in boggy places ; Matforming, 2065 m, ca. 9°40′ S-148°56′ E, 14.6.1972 (holo-, L).

AUTRE SPÉCIMEN ÉTUDIÉ : *Veldkamp & Stevens s.n.* (LAE *55723*), Papoua-Nouvelle-Guinée, Raba-Raba Subdistr., Milne Bay Distr. : Downstream from Mayu 2, Mt. Suckling, 1660 m, 9°45′ S-149°04′ E ; Old River course, growing in moss, algae and liverworts, 21.7.1972, L.

Plante gazonnante. Tiges longues jusqu'à 20 cm, prostrées, ramifiées, enracinées aux nœuds (fig. 1).

Feuilles spatulées, jusqu'à 6 mm de longueur et 2,8 mm de largeur, minces ; partie dilatée elliptique-ovale, rhomboïde ou subtriangulaire, à apex subacuminé-obtus, sans échancrure, plus ou moins brusquement rétrécie sur le pétiole ; celui-ci large de 0,25-0,5 mm à la base et de 0,4-0,7 mm en dessous du limbe (fig. 2-4). A la dilatation du limbe, la nervure principale émet, à droite et à gauche, une nervure secondaire ; chacune de ces nervures s'anastomose avec la nervure principale à une distance différente en dessous de l'apex. Vers le milieu du limbe, la nervure principale peut émettre, à droite et/ou à gauche, une petite nervure libre ou une nervure qui se joint à la nervure secondaire. Sur chaque nervure secondaire, entre elle et la marge du limbe, se détachent parfois une ou deux petites nervures libres, rarement anastomosées avec la nervure secondaire (fig. 2-4). La nervure principale se termine par un hydathode. Poils caulinaires épars, à disque circulaire ou elliptique composé de 8 (-10) cellules à peu près radiaires, d'env. 80 µm de diam. (fig. 5). Poils foliaires peu nombreux, à disque composé de 8 cellules, sur le pétiole parfois jusqu'à 12 cellules. Poils axillaires en général en forme d'éventail, composés de 5-6 cellules digitiformes.

Fleurs probablement sans bractéoles ; fleurs femelles solitaires aux aisselles foliaires,

pédonculées ; la fleur mâle (une seule étamine), se détache sur la partie inférieure du côté adaxial du pédoncule (fig. 6). Étamine au moment de la déhiscence de l'anthère longue de 500-600 μm ; filet élargi vers le sommet (fig. 8), légèrement courbé vers l'avant, suivant la forme bombée de l'ovaire sans le toucher (fig. 6). Anthère faiblement réniforme, un peu incurvée au sommet, haute de 150-170 μm, large de 250-300 μm, épaisse de 150-200 μm, à quatre loges, s'ouvrant en 2 valves qui s'écartent très largement faisant entre elles un angle de 120° ou plus (fig. 8-11). Columelle insignifiante (fig. 8, 9). Grains de pollen à peu près sphériques ou courtement ellipsoïdes, parfois un peu angulaires, longs de 20-22 μm, larges de 15 μm ou 18-20 μm de diam., à exine sculptée (fig. 12). Ovaire au moment de la pollinisation haut de 200-300 μm, large de 280 μm, épais de 250 μm. Jeunes stigmates à peu près coniques (fig. 6), rétrécis vers le point d'insertion, ultérieurement quasi cylindriques et insensiblement rétrécis vers le sommet arrondi, pourvus de grosses papilles, au moment de la pollinisation longs de 400-450 μm, au sommet larges de 60-80 μm ; les deux stigmates de la fleur sont divergents ou dressés (fig. 7).

Fruit (fig. 13, 14) plus large que haut, haut de 0,8-1 mm, jusqu'à 1,2 mm de largeur, épais d'env. 550 μm, en vue latérale cordiforme ou à peu près elliptique, de couleur marron. Sillon commissural en forme de V assez large (fig. 19). Méricarpes adaxiaux et abaxiaux à peu près parallèles ou un peu convergents vers le milieu du sillon (fig. 19, 20). Méricarpes mûrs (fig. 15-18) longs de 1 mm env., larges de 600-700 μm, épais de 250 μm, ailés à peu près sur tout le pourtour. Aile dorsale (fig. 15-22) se développant un peu latéralement par rapport à la côte dorsale, sur le flanc, parfois rabattue sur celui-ci, haute de 200-250 μm. Partie la plus étroite de l'aile ventrale 10-40 μm. Restes des stigmates sur le fruit mûr très courts ; étamine souvent persistant sur le pédoncule.

COMPARAISON AVEC D'AUTRES ESPÈCES

Callitriche cycloptera se distingue de plusieurs autres espèces « terrestres » surtout par ses caractères floraux, notamment : la longueur réduite et l'épaisseur importante des stigmates, la réduction de la columelle, la position de l'anthère par rapport aux stigmates. Dans une étude comparative, nous avons pu montrer que ces caractères ressemblent à ceux que possèdent *C. muelleri* Sonder, *C. capricorni* Mason et *C. sonderi* Hegelm. En revanche, ces dernières espèces ne possèdent pas des anthères quadriloculaires mais triloculaires et trilobées. Les résultats de cette étude seront précisés dans un article intitulé « La Biologie florale des Callitriches. II », à paraître dans le *Bulletin du Muséum*, *Adansonia* (sous presse).

Notons que le matériel récolté à Tjibodas (Java), considéré par Backer (1951) comme la forme terrestre de *C. verna*, représente en fait une espèce terrestre (étude en cours). Ce *Callitriche*, possédant aussi des stigmates à longueur réduite, diffère de *C. cycloptera* par plusieurs caractères morphologiques et anatomiques.

CARACTÈRES ANATOMIQUES DU PÉRICARPE DE *C. CYCLOPTERA*

Exocarpe (fig. 22*a*, 23*a*) : cellules plus larges que hautes, larges de 30-60 μm, hautes de 5-8 μm, parfois à parois ondulées.

Mésocarpe (fig. 21*b*, 22*b*, 23*b*) : composé d'une couche de cellules à épaississements « en anneau », hautes de 10-20 μm, larges de 15-30 μm, vers les parties ailées devenant plus

volumineuses ; dans ces parties, une (ou deux) couche de cellules volumineuses et parenchymateuses s'étale, par endroit, entre le mésocarpe et l'exocarpe (couche hypodermique).

Endocarpe (fig. 22*c*, 23*c*) : composé de couches de fibres.

Aile (fig. 21-23) composée de cellules du mésocarpe et des cellules hypodermiques. La dissection (fig. 21) montre que ces éléments sont plus ou moins disposés de façon radiaire. Aile ventrale en général haute de 1-3 cellules, large de 4-6 cellules ; aile dorsale haute de 3-4 cellules, large de 5 cellules. Surtout dans cette dernière partie, des épaississements réticulaires, à mailles arrondies, se dessinent par endroit sur les parois des cellules.

NOTES TOPOGRAPHIQUES ET ÉCOLOGIQUES

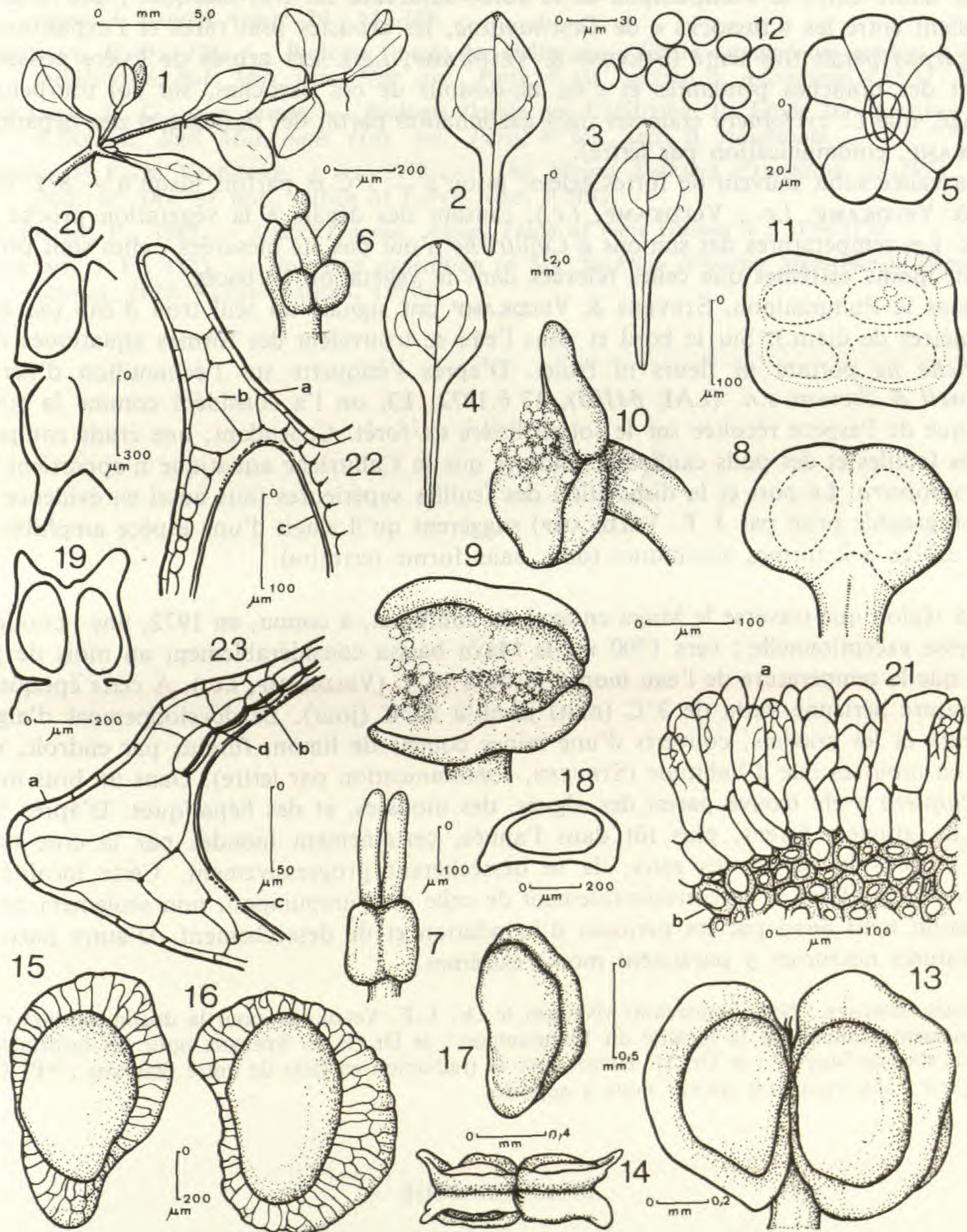
Le Massif de Goropu, formant la partie la plus élevée de la Chaîne de Owen Stanley, est un complexe isolé. Les reliefs les plus proches vers le sud-est se trouvent à 35 km (Mt. Dayman) et à 70 km (Mt. Simpson), vers le nord-ouest à 100 km (Mt. Obree). Il n'existe pas de connections entre cette série de montagnes.

Le Massif se compose de 2 crêtes principales : l'une, dont la partie méridionale forme le Plateau de Goë, s'oriente du SE vers le NW et culmine au pic de Manurep (3676 m) ; l'autre, la plus occidentale, s'étend du S au N et se termine dans le Mt. Dendeniwa (3625 m). Une troisième crête, s'orientant E-W, relie les deux précédentes.

C'est notamment sur le versant sud de cette connection et le versant oriental de Dendeniwa que le fleuve Mayu prend ses sources. Il s'écoule d'abord vers le sud, ensuite vers l'est où il reçoit le Pumpuniwa (STEVENS & VELDKAMP, 1973 ; VELDKAMP, 1973).

La vallée de Pumpuniwa s'élargit à l'altitude de 2100 m, formant une vaste plaine — le Pumpunipon — descendant en terrasses jusqu'à 1950 m. Entourée de pentes boisées, cette partie de la vallée, mal drainée et marécageuse, s'étend en aval sur une longueur de 9 km et peut atteindre une largeur de 3 km. Le Pumpunipon est constitué d'alluvions et parfois de « talus ». Occupé par une végétation herbacée où domine *Deschampsia klossii*, il comprend aussi des tourbières et quelques petits îlots de forêt. Dans des endroits plus secs et rocheux s'étend une végétation de landes à *Styphelia suaveolens, Drapetus, Hypericum*

Pl. 1. — **Callitriche cycloptera** Schotsm. : **1**, tige ; **2-4**, trois feuilles (forme et nervation différentes) ; **5**, poil caulinaire, vue de dessus ; **6**, fleurs jeunes ; l'étamine (la fleur mâle) se détache sur le pédoncule de la fleur femelle ; stigmates divergents, courts, épais, à sommet arrondi ; vue latérale ; **7**, fleur femelle à stigmates dressés, à peu près cylindriques ; vue de face ; **8**, jeune anthère, deux loculi visibles par transparence ; filet élargi vers le sommet ; **9**, déhiscence de l'anthère, séparant les deux valves ; une partie du pollen enlevée ; pas de columelle visible à l'intérieur de l'anthère ; vue de face ; **10**, anthère largement ouverte, encore quelques grains de pollen présents entre les deux valves ; vue latérale ; **11**, anthère vue de dessus, montrant les 4 loculi ; à droite, en haut : cellules de l'endothécium ; **12**, grains de pollen ; **13**, fruit, vue latérale ; **14**, fruit, vue de dessus ; **15**, **16**, deux méricarpes en vue latérale (exocarpe enlevé) ; **17**, méricarpe à aile rabattue sur le flanc ; vue latérale ; **18**, méricarpe mûr, détaché ; à droite, aile ventrale ; à gauche, aile dorsale ; section transversale ; **19**, section transversale du fruit, moitié adaxiale ; méricarpes à peu près parallèles ; **20**, section transversale du fruit, moitié latérale ; en haut, méricarpes convergents vers le milieu du sillon commissural ; **21**, dissection de l'aile (a, cellules de l'aile ; b, partie du flanc externe du méricarpe, montrant les cellules du mésocarpe à épaississements « en anneau ») ; **22**, section transversale de l'aile dorsale d'un jeune méricarpe (a, exocarpe ; b, mésocarpe ; c, endocarpe) ; **23**, section transversale de l'aile ventrale d'un méricarpe (a, exocarpe ; b, mésocarpe, cellules à épaississements « en anneau » ; c, endocarpe ; d, cellules de la couche hypodermique).


1
0 mm 5,0
2
0 µm 200
3
0 µm 30
12
5
0
20 µm
6
20
4
0
mm 2,0
11
0
100 µm
10
8
22
a
b
c
0
100 µm
0
300 µm
19
9
0 µm 100
23
0 µm 200
a
b
d
c
0
50 µm
7
0
100 µm
18
0 µm 200
21
a
b
0 µm 100
15
16
17
0,5 mm
13
0
200 µm
0 mm 0,4
14
0 mm 0,2

(STEVENS & VELDKAMP, 1973). Les pentes boisées abruptes se couvrent principalement de *Wikstroemia*. *Dacrycarpus expansus* domine sur les pentes moins escarpées.

La limite entre le Pumpunipon et la forêt adjacente est très marquée ; peu d'arbres s'installent entre les « tussocks » de *Deschampsia*, les arbustes sont rares et l'expansion de *Dacrycarpus* paraît très lente (STEVENS & VELDKAMP, *l.c.*). Les arbres de lisière possèdent souvent des branches pendantes et c'est au-dessous de ces branches, sur sol tourbeux et ombragé, que *C. cycloptera* étale ses tiges gazonnantes parmi des mousses et des hépatiques (VELDKAMP, communication par lettre).

La vallée subit souvent de fortes gelées, jusqu'à — 5°C et parfois jusqu'à — 8°C (STEVENS & VELDKAMP, *l.c.* ; VELDKAMP, *l.c.*), causant des dégâts à la végétation proche des lisières. Les températures des stations à *Callitriche* n'ont pas été mesurées ; elles sont probablement moins extrêmes que celles relevées dans la végétation herbacée.

Dans le Pumpunipon, STEVENS & VELDKAMP ont signalé un seul trou d'eau (de quelques mètres de diam.). Sur le bord et dans l'eau se trouvaient des formes aquatiques d'un *Callitriche* ne portant ni fleurs ni fruits. D'après l'étiquette sur l'échantillon d'herbier (*Cruttwell & Stevens s.n.* (LAE *54105*), 17.6.1972, L), on l'a considéré comme la forme aquatique de l'espèce récoltée sur le sol en lisière de forêt. Cependant, une étude comparative des feuilles et des poils caulinaires montre que la Callitriche aquatique n'appartient pas à *C. cycloptera*. Le port et la disposition des feuilles supérieures (mis aussi en évidence sur la photographie prise par J. F. VELDKAMP) suggèrent qu'il s'agit d'une espèce amphibie ou d'une espèce à 2 formes aquatiques (donc sans forme terrestre).

La région que traverse le Mayu en aval du confluent, a connu, en 1972, une période de sécheresse exceptionnelle ; vers 1700 m, le Mayu baissa considérablement au mois de juin tandis que la température de l'eau monta jusqu'à 16°C (VELDKAMP, *l.c.*). A cette époque, la température aérienne varia de 3°C (nuit) jusqu'à 22°C (jour). Le développement d'algues augmenta et les graviers, couverts d'une mince couche de limon, furent, par endroit, plus riches en mousses que d'habitude (STEVENS, communication par lettre). Dans un bras mort, *C. cycloptera* a été trouvé parmi des algues, des mousses, et des hépatiques. D'après STEVENS, les graviers furent, plus tôt dans l'année, certainement inondés par la crue de la rivière ; après la baisse des eaux, ils se desséchèrent progressivement. Cette localité de *C. cycloptera* diffère donc considérablement de celle du Pumpunipon, non seulement par le substratum mais aussi par les périodes d'inondation et de dessèchement. D'autre part, les températures nocturnes y paraissent moins extrêmes.

REMERCIEMENTS : Nous remercions vivement le Dr. J. F. VELDKAMP pour la documentation et les renseignements concernant la localité du Pumpunipon ; le Dr. P. F. STEVENS pour ses informations sur la localité de Mayu 2 ; le Dr. H. HEINE pour la traduction en latin de notre diagnose ; M^lle^ CHALOPIN pour l'aide technique qu'elle nous a apportée.

BIBLIOGRAPHIE

BACKER, C. A., 1951. — Callitrichaceae. *Fl. Malesiana*, ser. I, 4 (3) : 251-252.

HOOGLAND, R., 1958. — The Alpine Flora of Mt. Wilhelm (N.-G.). *Blumea*, suppl. 4 : 220-238.

Merrill, E. D. & Perry, L. M., 1941. — Plantae Papuanae Archboldianae. *J. Arnold Arbor.* 22 : 253-270.

Merrill, E. D. & Perry, L. M., 1948. — Notes on some Papuan collections of Mary Strong Clemens. *J. Arnold Arbor.* 29 : 152-168.

Schotsman, H. D., 1982. — Biologie florale des Callitriche : Étude sur quelques espèces d'Espagne méridionale. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., section B, *Adansonia*, 4 (3-4) : 111-160.

Schotsman, H. D., sous presse. — Biologie florale des Callitriche. II. Étude sur quelques espèces d'Océanie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., sect. B, *Adansonia*.

Stevens, P. F. & Veldkamp, J. F., 1973. — *The Mount Suckling Expedition of 1972.* Botany Bull. 10, Div. of Bot., Office of Forest, Lae, P.N.G.

Van Royen, P., 1983. — Callitrichaceae. *Alpine Flora of New Guinea* 4 : 3129-3132.

Veldkamp, J. F., 1973. — *Botanical expedition to Mt. Suckling (Goropu Mountains), Papua-New-Guinea, 1972.* Rijksherbarium, Leyde.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 2 : 123-133.

Striga baumannii Engl. (*Scrophulariaceae*), espèce hémiparasite et géopyrophyte

A. RAYNAL-ROQUES

Résumé : Description complémentaire et lectotypification de *Striga baumannii* Engl., espèce des savanes africaines ; observations sur son mode de vie. Son cycle annuel montre l'alternance d'une phase végétative (production d'une courte tige feuillée en saison des pluies) et d'une phase florifère (production de hautes tiges fleuries à feuilles écailleuses, en saison sèche) ; on le compare aux différents types de cycles observés chez les géopyrophytes savanicoles. Ces observations permettent de définir un syndrome pyrophytique.

Summary : Complementary description, lectotypification and biological account of *Striga baumannii* Engl., from Africa. The annual life-cycle of the plant is described ; it exhibits an alternation of a vegetative phase (short, leafy stem, in the rainy season) and a flowering phase (stiff, scaly, flowering stem, in the dry season) ; it is compared with different cycles shown by geopyrophytic savanna species. These observations lead to define a "pyrophytic syndrome".

Aline Raynal-Roques, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Décrit en 1897 par ENGLER, *Striga baumannii* apparaît, dans les quelques ouvrages où il figure, comme une plante vivace à souche épaisse et tige dressée, à feuilles réduites et petites fleurs. L'espèce semble avoir rarement été observée avec minutie puisque, dans certaines publications récentes où elle est citée, on lui attribue encore des corolles jaunâtres ou brunes, suivant en cela la description originale ; en fait, les corolles sont rouge foncé, mais elles persistent, sèches, jusqu'à la maturité des capsules et peuvent donc devenir noirâtres ou d'un brunâtre plus ou moins foncé. Aucun travail n'a jusqu'ici abordé la description de sa biologie, pas même celui de MUSSELMAN & AYENSU (1984), où l'espèce est brièvement citée.

La biologie de *S. baumannii* apparaît cependant assez originale dans le cadre des Phanérogames parasites pour qu'on tente d'en donner une description sommaire. Les courtes tiges à feuilles larges produites en saison humide sont restées inconnues jusqu'à présent, de même que la disjonction entre une période d'activité végétative (en saison des pluies) et une période de floraison (en saison sèche, après le passage des feux). Cette petite vivace à racines tubérisées présente donc un cycle phénologique qu'il faut comparer à celui des géopyrophytes, mais qui semble totalement original dans le cadre des parasites.

CHOIX D'UN LECTOTYPE

Striga baumannii Engler, Bot. Jahrb. 23 : 515-516, *tab. 12, fig. O-T* (1897).

La description originale est accompagnée de la citation de trois syntypes : *Afzelius*, Sierra-Leone ; *Scott-Elliott 5085*, Sierra-Leone ; *Baumann 29*, Togo, Misahöhe, an trockenen sonnigen Plätzen in Gesteinsritzen. Blühend 15. März 1894.

La précision avec laquelle est cité l'échantillon *Baumann 29*, le choix de l'épithète et le fait que la récolte originale était déposée à l'herbier de Berlin permettent de supposer que les observations de l'auteur ont pu essentiellement porter sur ce spécimen. Cette présomption aurait pu le faire choisir comme type de l'espèce, mais il semble aujourd'hui disparu.

De ce fait, l'échantillon le mieux représenté actuellement est désigné comme lectotype :

LECTOTYPE : *Scott-Elliott 5085*, Sierra-Leone, nr. Falaba, on stony hillocks, alt. 4 000′, Fl. dark red (P ! ; iso-, BM !, K !).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIQUE

S. baumannii se trouve dans la zone des savanes soudaniennes, au nord du massif forestier guinéo-congolais ; malgré sa large répartition, allant du Kenya au Sierra-Leone, l'espèce est limitée à une bande étroite, allongée Est-Ouest. Elle se rencontre sur les plateaux et basses montagnes, de 600 à 2000 m d'altitude, sur des sols souvent dénudés, rocheux, ou sur des arènes. C'est donc une plante des savanes climatiquement humides (recevant une pluviométrie annuelle élevée, souvent supérieure à 1 m), mais habitant des milieux temporairement arides lorsque sévit la longue saison sèche.

RÉCOLTES AYANT PERMIS D'ÉTABLIR LA CARTE DE RÉPARTITION :

SIERRA-LEONE : *Afzelius*, syntype ; *Glanville 148*, Kumrabai, K ! ; *Gledhill 288*, lake Sonfon, K ! ; *Jordan 784*, Brookfields, K ! ; *Melville & T. Hooker 329*, Waterloo, K !, P ! ; *Scott-Elliott 5085*, nr. Falaba, lectotype, BM !, K !, P !

GHANA : *Hepper & J.K. Morton 2313*, Amedzofe, K ! ; *J.K. Morton A 3015*, Anyaboni — Jaketi, K ! ; *A 2002, GC 7217*, Amedzofe, K !

MALI : *Chevalier 102*, Kita, K !, P ! ; *337*, Dougoura, P !

CÔTE D'IVOIRE : *Audru 3839*, Gofabo, ALF ! ; *4106*, Angbavia, P !

TOGO : *Baumann 29*, Misahöhe, syntype ; *Schlechter 12954*, « Quamikrum », BM !, K !, P !

S-NIGERIA : *Jackson 2473*, Abeokuta, K ! ; *Keay FHI 37556*, Ago-Are Forest Res., K !

N-NIGERIA : *Dalziel 709*, Abinsi, BM !, K !, P !

W-CAMEROON : *Brunt 585*, Banso, K ! ; *Hepper 1497*, Vogel Peak area, K !, P !

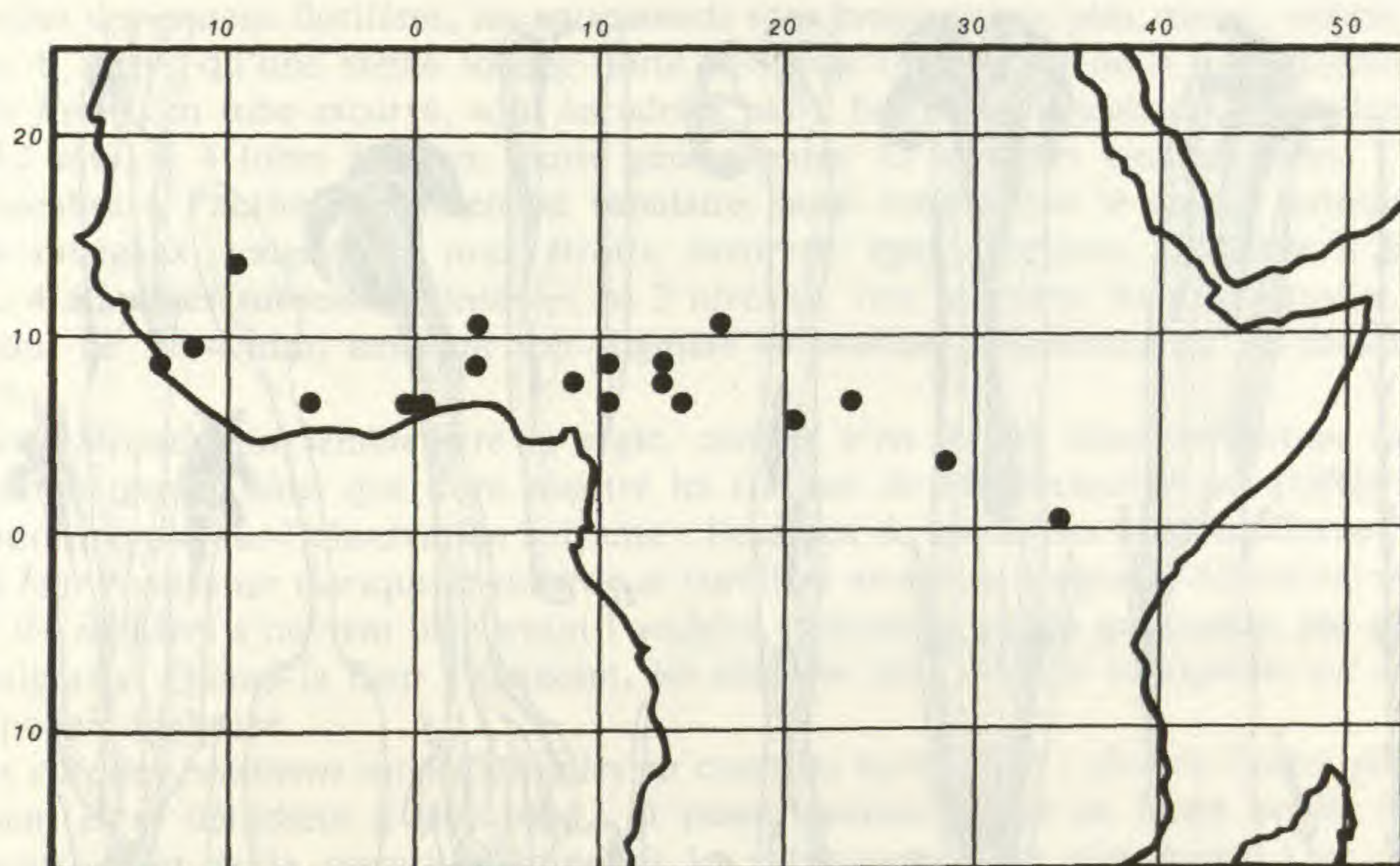
CAMEROUN : *Botté 15*, Bambui, ALF !, P ! ; *Jacques-Félix 4066*, Ngaou Hor, P ! ; *4364*, N'Gaoundéré — Meiganga, P ! ; *Letouzey 14175*, 15 km W de Wum, P ! ; *Maitland 1636*, Bamenda, K ! ; *Mildbraed 9564*, Buala, K ! ; *J. & A. Raynal 13033, 13055*, Poli, P !

TCHAD : *Fotius 1937*, Kourgou, P !

R.C.A. : *Le Testu 3721*, Yalinga — Bandassi, P ! ; *Tisserant 391*, Bambari, P !

ZAIRE : *Troupin 2049*, Nangara — Dungu, K !

KENYA : *coll. ? 755*, Kipkarren, K !



Pl. 1. — Répartition géographique de **Striga baumannii** Engl.

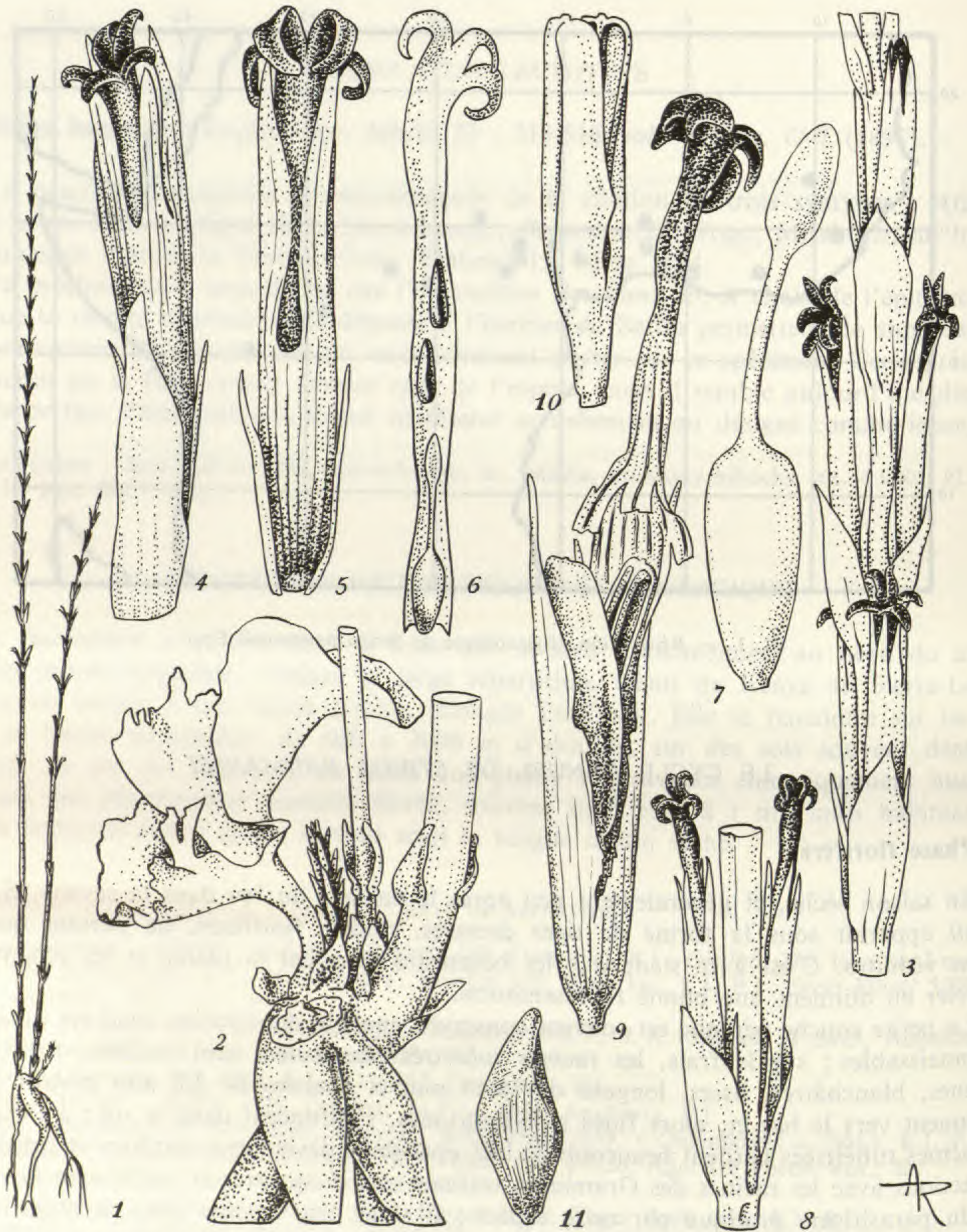
LE CYCLE ANNUEL DE *STRIGA BAUMANNII*

Phase florifère

En saison sèche, et généralement peu après le passage du feu dans la savane, *S. baumannii* apparaît sous la forme de tiges dressées, raides, florifères, ne portant que des feuilles réduites. C'est à ce stade que les botanistes récoltent la plante et les échantillons d'herbier en donnent une bonne représentation.

La petite souche pérenne est souvent conservée, mais la dessiccation rend ses tubercules méconnaissables ; sur le frais, les *racines tubérisées* fasciculées sont renflées, fusiformes, charnues, blanchâtres, lisses, longues de 10-15 mm et épaisses de 2,8 mm environ ; elles s'atténuent vers le bas et, alors fines et cylindriques, s'enfoncent dans le sol ; à l'état sec, ces racines tubérisées perdent beaucoup de leur épaisseur, deviennent noirâtres et ridées. Les connections avec les racines des Graminées voisines sont fréquentes et confirment la régularité du parasitisme pratiqué par cette espèce ; il s'agit ici, comme dans la majorité des espèces du genre, d'un *hémiparasitisme* (les autres espèces étant holoparasites).

Les *tiges florifères*, rarement ramifiées, glabres, d'un vert grisâtre, portent dans leur moitié supérieure (ou les 2/3 supérieurs) de petites fleurs sessiles. Les feuilles et les bractées, opposées-décussées, sont réduites à des écailles étroitement lancéolées ou triangulaires, longues de 4-9 mm. A son insertion sur la souche, la tige porte 2 écailles obtuses ; au-dessus, les paires de feuilles sont espacées par des entrenœuds atteignant 4 cm ; dès que



Pl. 2. — **Striga baumannii** en phase florifère : **1**, vue générale × 1/3 ; **2**, souche × 5, noter la tige végétative de la saison précédente, sèche, portant des feuilles brisées, et les trois tiges florifères successives, en cours de développement ; **3**, partie d'inflorescence × 5 ; **4** et **5**, fleurs vues de face et de dos × 8 ; **6**, coupe longitudinale de corolle passant par son plan de symétrie × 8 ; **7**, pistil × 20, noter le stigmate couvert d'un enduit glutineux ; **8**, portion d'infrutescence × 5, les corolles exsertes sont détachées de leur base ; **9**, capsule mûre et ouverte, encore coiffée de la corolle × 8 ; **10**, capsule isolée × 8 ; **11**, graine × 40. (1-8, d'après *J. & A. Raynal 13055* ; 9-11, d'après *J. & A. Raynal 13033*).

les aisselles deviennent florifères, les entrenœuds sont brusquement plus courts, réduits à 10-15 mm. Il arrive qu'une même souche porte en même temps 2, 3 ou 4 tiges florifères.

Les *fleurs*, en tube excurvé, sont encadrées par 2 bractéoles aciculaires ; le calice, long de 10-12 mm, à 4 lobes inégaux, porte généralement 13 nervures longitudinales. Corolle rouge sombre à l'anthèse, étroitement tubulaire, aussi longue que le calice, terminée par 5 lobes subégaux, longs de 1 mm, étroits, excurvés, épais, coriaces, papilleux à la face interne. 4 étamines subsessiles, insérées en 2 niveaux, vers le milieu du tube corollin. Petit pistil haut de 3,5-4 mm, amenant son stigmate en massue immédiatement au-dessous des anthères.

L'*autofécondation* semble être la règle, comme c'est le cas dans un certain nombre d'espèces du genre, ainsi que l'ont montré les travaux de Musselman et al. (1982). Cette supposition repose sur l'observation suivante : l'examen de nombreux boutons floraux ayant terminé leur croissance (lorsque le tube de la corolle a atteint sa longueur définitive) a montré que les anthères s'ouvrent bien avant l'anthèse, libérant le pollen qui tombe, par gravité, sur le stigmate. Quand la fleur s'épanouit, les anthères sont vides et le stigmate est masqué par le pollen agglutiné.

Les *corolles persistent* sur les capsules en cours de maturation ; elles ne fanent pas mais noircissent et se détachent à leur base : la plante semble encore en fleurs tandis que les fruits approchent de la maturité ; toutefois les infrutescences se distinguent à ce que les corolles, soulevées par les capsules développées, dépassent longuement les calices.

A maturité, les *capsules*, étroitement linéaires (6,5-7,5 × 1-1,3 mm), tronquées au sommet, s'ouvrent en 2 valves peu ou non excurvées et libèrent les nombreuses petites graines anguleuses, longues de 0,5 mm environ.

La saison sèche atteignant son paroxysme les tiges se dessèchent et disparaissent facilement ; parfois un feu tardif les détruit.

Phase végétative

A l'arrivée des pluies, 2 petites feuilles arrondies apparaissent et s'étalent sur le sol humide : *S. baumannii* entre dans une phase d'activité végétative.

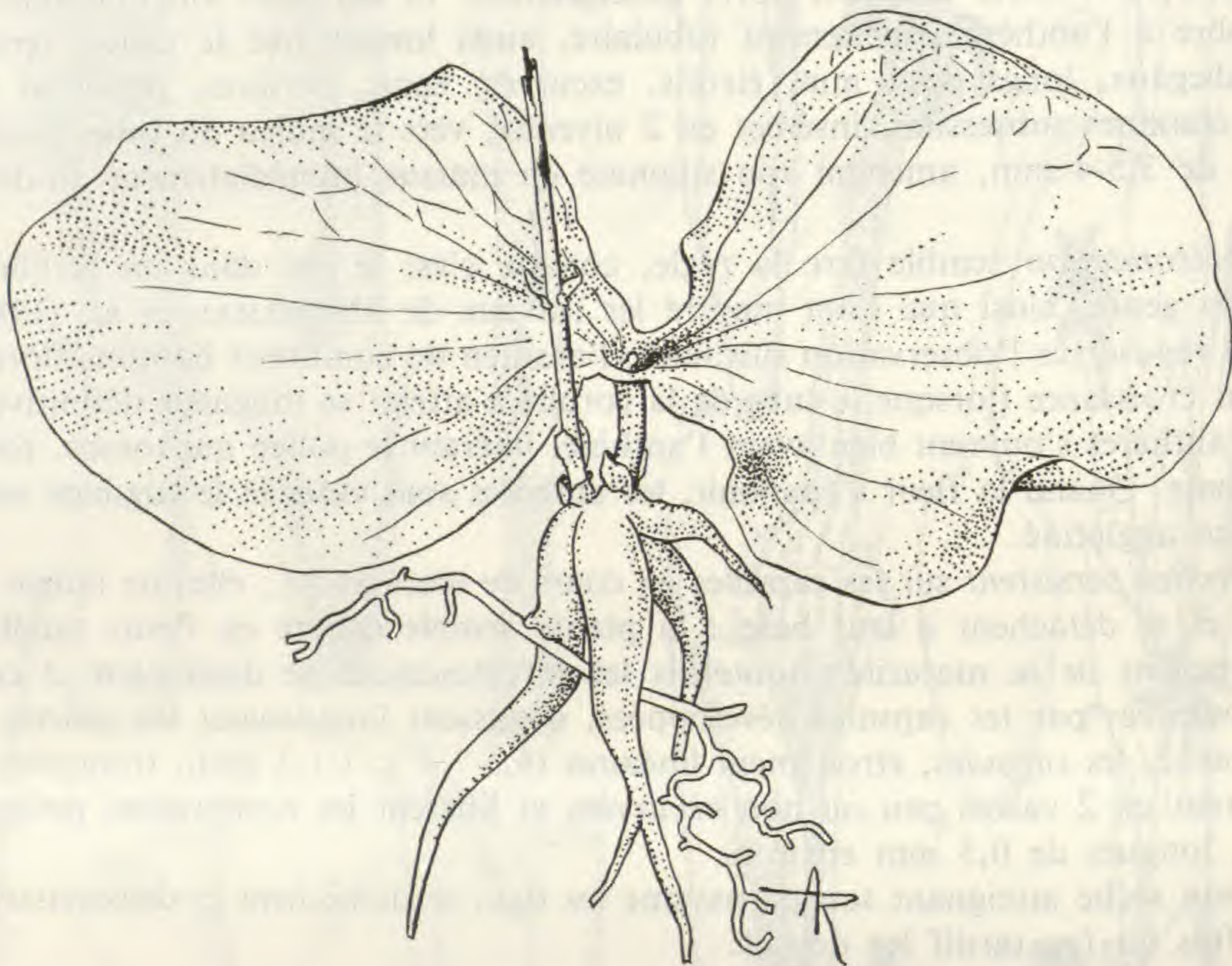
La souche émet une *tige courte*, haute de 2 à 4 mm seulement, qui amène l'unique paire de feuilles développées qu'elle porte au ras du sol ; on trouve en outre 2 écailles à son insertion sur la souche. Il semble qu'une seule tige de cette sorte apparaisse à la fois.

Les 2 seules *feuilles* développées que porte la tige ont un limbe un peu plus large que long (environ 1 cm de longueur et 1,3 cm de largeur), rétréci à la base mais non pétiolé ; les bases foliaires, connées, entourent l'apex de la tige, formant une collerette déprimée au fond de laquelle se voit le bourgeon sommital. Limbe mince, lisse, vert, plus pâle dessous, 5-7-nervé.

Les bourgeons (apical et axillaires) semblent n'avoir jamais aucun devenir, pas plus que les bourgeons axillaires des écailles basales. Les tiges, florifères et végétatives, ne paraissent pas produites par des bourgeons axillaires des tiges de la saison précédente.

Les feuilles, appliquées au sol, ont une existence brève ; leur texture fragile ne leur permet pas de tolérer la dessiccation : dès que les pluies s'espacent, elles se dessèchent ; fines, crispées et friables, elles disparaissent généralement vite. Peu d'échantillons d'herbier en comportent des restes identifiables, ayant subsisté jusqu'à l'apparition des fleurs : la séche-

resse intense, le vent, le piétinement animal et enfin le feu effacent généralement toute trace de ces organes fugaces qui jouent cependant un rôle, sans aucun doute important, dans le cycle nutritionnel de la plante.



Pl. 3. — **Striga baumannii** en phase végétative × 5 ; noter : les feuilles fonctionnelles ; la tige florifère de la saison précédente, brûlée ; la connection inter-racinaire avec un hôte gramineén. (D'après *J. & A. Raynal 13055*, et observations in vivo au Cameroun).

LE SYNDROME PYROPHYTIQUE

La plupart des *Striga* sont des plantes annuelles ; quelques espèces cependant, telles que *S. aequinoctialis* A. Chev. ex Hutch. & Dalz. ou *S. gesnerioides* (Willd.) Vatke sont, ou peuvent être, vivaces ; elles ont alors des rameaux souterrains épais, parfois ramifiés et d'aspect un peu coralloïde, qui portent des feuilles en écailles dont les aisselles produiront, à la saison favorable, les tiges aériennes dressées. Des souches de ce type sont fréquentes chez les plantes à biologie hétérotrophe, en particulier chez les Phanérogames saprophytes (telles que les *Voyria* ou *Sebaea oligantha* par exemple).

Striga baumannii, vivace, se singularise parmi les plantes à fleurs hétérotrophes par ses racines tubérisées et sa biologie d'un type géophytique spécialisé.

Son cycle phénologique, avec ses deux phases d'activité biologique distinctes est en effet comparable à celui de nombreux géophytes (ou hémicryptophytes) des savanes dits « *protéranthés* » et définis par JACQUES-FÉLIX (1971) par le fait que leur « floraison intervient

après une période de repos végétatif avec destruction des organes aériens » ; ces espèces s'opposent aux « *synanthées* » dont la floraison apparaît au cours de la phase d'activité végétative.

Cet auteur a mis en évidence les tendances biomorphologiques observées chez les *Eriosema* (Papilionacées), hémicryptophytes savanicoles ; la portée de son étude dépasse le cadre de ce seul genre, et sa conception peut s'appliquer aux géophytes et hémicryptophytes des savanes, sans limitation systématique. Il a montré une inégale expression de ces tendances biomorphologiques, en fonction des conditions écologiques d'une part, et des espèces considérées d'autre part ; on observe donc des degrés dans la réalisation de l'alternance phénologique annuelle, degrés que l'on peut résumer ainsi :

— Espèces synanthées : floraison pendant la phase d'activité végétative (*citées ici pour mémoire*).

— Espèces protéranthées : floraison en saison sèche ; 3 cas possibles :

A. Floraison accompagnée de feuilles plus ou moins réduites ; poursuite de la croissance des tiges en saison des pluies, avec feuilles alors bien développées et fleurs réduites, parfois cléistogames.

B. Floraison sur des nœuds « aphylles » (à feuilles très réduites) ; poursuite de la croissance des tiges en saison des pluies, mais arrêt de la floraison et, alors, production de feuilles bien développées.

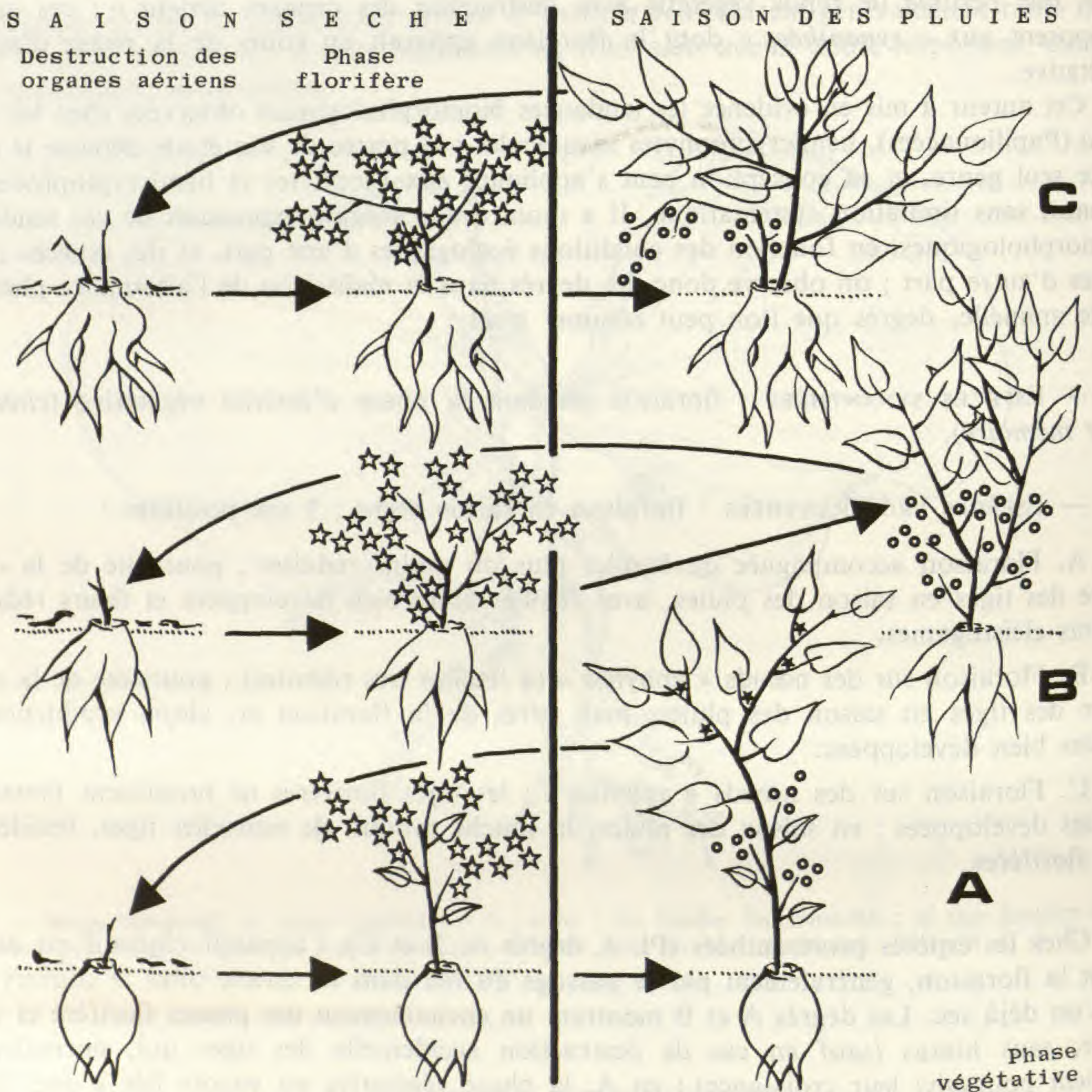
C. Floraison sur des nœuds « aphylles » ; les tiges florifères ne produisent jamais de feuilles développées ; en saison des pluies, la souche produit de nouvelles tiges, feuillées et non florifères.

Chez les espèces protéranthées (Pl. 4, degrés A, B et C), l'appareil végétatif est détruit avant la floraison, généralement par le passage du feu dans la savane dont le couvert herbacé est déjà sec. Les degrés A et B montrent un enchaînement des phases florifère et végétative, sans hiatus (sauf en cas de destruction accidentelle des tiges qui, normalement auraient poursuivi leur croissance) ; en A, la phase végétative est encore liée à une floraison.

Le degré C représente le terme extrême dans la série, puisqu'il montre des phases végétative et florifère distinctes, exprimées par des tiges morphologiquement et fonctionnellement différentes, et séparées dans le temps. *Striga baumannii* entre clairement dans cette catégorie, et ne se situe qu'à ce degré C.

Mais Jacques-Félix a montré que certaines espèces, répondant à des impératifs écologiques, peuvent exprimer tantôt l'un et tantôt l'autre de ces cas : chez *Eriosema mirabile* les tiges florifères poursuivent parfois leur croissance et deviennent végétatives (degré B) ; en d'autres circonstances, leur développement cesse à la fin de la floraison et d'autres tiges, végétatives, apparaissent ensuite (degré C). Une telle variation n'est pas connue chez notre *Striga*, et ne semble pas morphologiquement possible.

Les plantes savanicoles protéranthées présentent ce qu'on pourrait appeler un « *syndrome pyrophytique* », défini par un certain nombre de caractéristiques dont certaines,



Pl. 4. — Les plantes protéranthées : schéma illustrant les différents degrés définis par JACQUES-FÉLIX. **A** : il y a passage graduel d'une phase florifère accompagnée de petites feuilles à une phase végétative accompagnée de fleurs réduites ; les mêmes tiges expriment successivement les deux phases, qui se distinguent l'une de l'autre quantitativement plus que qualitativement. **B** : les tiges, d'abord florifères, deviennent végétatives ensuite, mais les deux fonctions sont distinctes. **C** : phases végétative et florifère distinctes, exprimées par des tiges séparées.

inégalement exprimées aux divers niveaux de la séquence A — B — C, doivent s'interpréter comme des tendances plus ou moins manifestées.

On peut caractériser ainsi ce syndrome pyrophytique :

1. Souche hypogée, pérenne, épaisse, à fonction d'organe de réserve ; formes et structures variées.

2. Bourgeons en diapause situés au-dessous (géophytes) ou peu au-dessus (hémicryptophytes) de la surface du sol.

3. Floraison après la destruction de l'appareil végétatif aérien, généralement par le feu.

4. Tendance à la séparation des phases florifère et végétative de plus en plus marquée dans la séquence A — B — C :

— réduction graduelle des feuilles en phase florifère ;

— disparition progressive des fleurs en phase végétative ;

— aboutissement à une disjonction complète des 2 phases.

5. Répartition phytogéographique : savanes soudaniennes (plantes exigeant une pluviométrie suffisante et une forte aridité édaphique saisonnière).

6. Biotopes les plus favorables : plateaux et basses montagnes (500-2000 m d'altitude environ) ; peu nombreuses aux plus basses altitudes, ces plantes se trouvent alors dans des zones rocheuses ou cuirassées.

Le caractère n° 4 résume tout un complexe biomorphologique dont l'expression devient graduellement plus rigoureuse au cours de la séquence A — B — C ; en conséquence, le syndrome pyrophytique ne se réalise pleinement que lorsque les plantes présentent le degré C de protéranthie.

Les espèces pyrophiles répondant à la définition ci-dessus sont assez nombreuses, mais rarement représentées par d'importantes populations ; elles constituent un groupe biologiquement très spécialisé, dont l'unité du mode de vie est aussi spectaculaire que l'hétérogénéité systématique. A titre d'exemples, voici quelques espèces pyrophiles dont la protéranthie s'exprime généralement par le degré C (occasionnellement par le degré B) :

ASCLEPIADACEAE : *Cynanchum praecox* Schulter ex S. Moore ; *Margaretta rosea* Oliv. ; *Xysmalobium heudelotianum* Decne.

COCHLOSPERMACEAE : *Cochlospermum tinctorium* A. Rich.

COMMELINACEAE : *Cyanotis caespitosa* Kotschy & Peyr.

COMPOSITAE : *Centaurea praecox* Oliv. ex Hiern ; *Lactuca tuberosa* A. Chev. ; *Sonchus ledermannii* R. E. Fries ; *Vernonia chtonocephala* O. Hoffm.

PAPILIONACEAE : *Dolichos schweinfurthii* Taub. ex Harms ; *Eriosema mirabile* R. E. Fries ; *E. raynaliorum* Jacq.-Fél.

SCROPHULARIACEAE : *Striga baumannii* Engl.

Il semble que le degré de protéranthie de la plupart des pyrophytes soit susceptible de varier en fonction des conditions, et que les espèces exprimant régulièrement le degré D soient peu fréquentes ; mais le degré de variabilité de certaines est d'appréciation difficile, car elles ne sont parfois connues que par un petit nombre d'échantillons.

La bonne représentation de *Striga baumannii* dans les herbiers fait apparaître la constance de son organisation biomorphologique, et de l'alternance des phases d'activité saisonnières, même si la phase végétative n'est que rarement observable. La manifestation constante du degré extrême du syndrome pyrophytique peut être, ici, considérée comme un caractère de l'espèce contribuant à sa distinction taxonomique, au même titre que la forme de la corolle ou la tubérisation des racines par exemple.

Les données sur les facteurs écologiques dont dépend le cycle biologique des plantes protéranthées sont peu nombreuses, et l'on ne peut que reprendre les hypothèses suggérées par JAEGER & ADAM (1967) et JACQUES-FÉLIX (1971).

La mise en place de la phase végétative, chez *Striga baumannii* comme chez beaucoup d'autres espèces, semble liée à l'installation d'un régime hydrique pléthorique.

Les facteurs déterminant la floraison massive des géopyrophytes dans les savanes brûlées sont moins évidents. La luminosité particulièrement intense, surtout en saison sèche, semble nécessaire dans bien des cas ; l'interruption de la floraison en saison des pluies dépendrait alors de la diminution de l'intensité lumineuse. Pour la même raison, le couvert graminéen, très développé dans les savanes soudaniennes où les Andropogonées, vivaces et denses, peuvent dépasser 2 m de hauteur, jouerait un rôle inhibiteur à l'égard de la floraison des géopyrophytes. On a en effet constaté que ces derniers fleurissent après brûlis certes, mais aussi après enlèvement des Graminées sèches (JAEGER & ADAM, 1967) ; j'ai pu constater des floraisons plus nombreuses dans les zones dénudées par le piétinement du bétail que dans les zones voisines, couvertes de chaumes entremêlés.

Il semble que le syndrome pyrophytique soit lié à un cycle écologique annuel que l'on peut schématiser ainsi :

— Forte pluviosité pendant un temps limité.

— Forte aridité ensuite, entraînant (ou favorisant) la dénudation du sol, permettant une illumination et un échauffement intenses du substrat ; le feu assure souvent la réalisation de ces conditions.

Les pyrophytes sont réputés liés au feu, mais on néglige peut-être trop leur préférence pour les sols rocheux ou cuirassés, qui retiennent l'eau des pluies pendant une saison, et sont, plus que d'autres, exposés à la lumière et à la chaleur solaires le reste du temps.

Les exigences écologiques des géopyrophytes restreignent leur extension phytogéographique, limitée, en gros, à la zone soudanienne. L'aire de *Striga baumannii* est particulièrement explicite.

S'il semble évident que *S. baumannii*, étant donnée sa biologie de géopyrophyte, exige une forte intensité lumineuse en saison sèche, il faut noter que le genre *Striga*, dans son ensemble, est constitué de plantes héliophiles ; peut-être même l'éclairement est-il plus important, pour certaines espèces, que la quantité d'eau dans le sol par exemple : leur parasitisme leur donne accès à la sève de leurs hôtes, mais elles ne pourraient compenser le manque de lumière.

Dans le genre, une seule espèce, *S. hallaei* A. Rayn., croît en forêt, les autres se trouvent dans des biotopes ouverts ; les espèces qui vivent en sous-strate, sous un couvert herbacé, se développent surtout à la périphérie des touffes (*S. bilabiata* (Thunb.) O. Ktze. subsp. *rowlandii* (Engl.) Hepper se trouvera en bordure du sentier piétiné et dénudé, et non sous les herbes ; *S. hermonthica* (Del.) Benth. est plus abondant au bord des champs de Mil qu'en leur milieu) ; les *Striga* des prairies graminéennes denses émergent du couvert végétal : *S. forbesii* Benth., *S. macrantha* (Benth.) Benth., dépassent généralement les herbes qui les environnent.

Mais si la plupart des espèces de *Striga* semblent manifester une certaine dépendance à l'égard de la lumière, leurs exigences diffèrent certainement selon les taxons et leurs modes

de vie (le degré du parasitisme est probablement variable, au moins chez certaines espèces), et ces problèmes mériteraient d'être étudiés.

BIBLIOGRAPHIE

AGNEW, A. D. Q., 1974. — *Upland Kenya wild flowers. A flora of the ferns and herbaceous flowering plants of Upland Kenya* : 565 et 568.

CHEVALIER, A., 1930. — Sur les trois périodes de réveil de la nature au Sénégal. *C. R. Acad. Sci. Paris* 190 :1444-1446.

HEPPER, F. N., 1963. — *In* HUTCHINSON & DALZIEL, *Flora of West tropical Africa*, ed. 2, 2 : 371.

HEPPER, F. N., 1984. — The species of Striga in East Africa. *Third international symposium on parasitic weeds*, Aleppo : 262-265.

JACQUES-FÉLIX, H., 1971. — Observations sur les espèces du genre Eriosema de République Centrafricaine, du Cameroun et d'Afrique Occidentale. *Adansonia*, sér. 2, 11 : 141-199.

JAEGER, P. & ADAM, J. G., 1967. — Sur le mécanisme d'action des feux de brousse en prairie d'altitude (Monts Loma, Sierra-Leone). Observations et expériences. *C. R. Acad. Sci. Paris* 264 : 1428-1430.

MUSSELMAN, L. J., PARKER, C. & DIXON, N., 1982. — Notes on autogamy and flower structure in agronomically important species of Striga (Scrophulariaceae) and Orobanche (Orobanchaceae). *Beitr. Biol. Pflanzen* 56 : 329-343.

MUSSELMAN, L. J. & AYENSU, E. S., 1984. — *Taxonomy and biosystematics of Striga. In Striga, biology and control*, edit. by AYENSU, DOGGETT et al., I.C.S.U. Press, Symposium Series n° 2 : 37-45.

PHILLIPS, J. F. V., 1968. — The influence of fire in transsaharian Africa. Proc. 6th plenary meeting AETFAT, Upsala 1966, *Acta Phytogeogr. Suecica* 54 : 13-20.

SKAN, 1906. — *In* THISELTON-DYER, *Flora of tropical Africa* 4 (2) : 414-415.

[illegible]

BIBLIOGRAPHIE

[illegible], G. O., 1954. — [illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible], H., 1911. — Observations [illegible] Cameroun [illegible]

[illegible], 1957. — [illegible] (Monts Loma, Sierra-Leone). Observations [illegible] C. R. Acad. Sci. Paris [illegible] 1428-1430.

[illegible]

[illegible]

[illegible], 1956. — [illegible]

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 135-137.

Ischaemum keralensis, a new species of *Poaceae* from Kerala (India)

P. V. Sreekumar, V. J. Nair & N. C. Nair

Summary : Description of *Ischaemum keralensis*, a new species of *Poaceae* from Kerala (India), allied to *I. burmanicum* Bor.

Résumé : Description de *Ischaemum keralensis*, nouvelle espèce de *Poaceae* de Kerala (Inde), proche de *I. burmanicum* Bor.

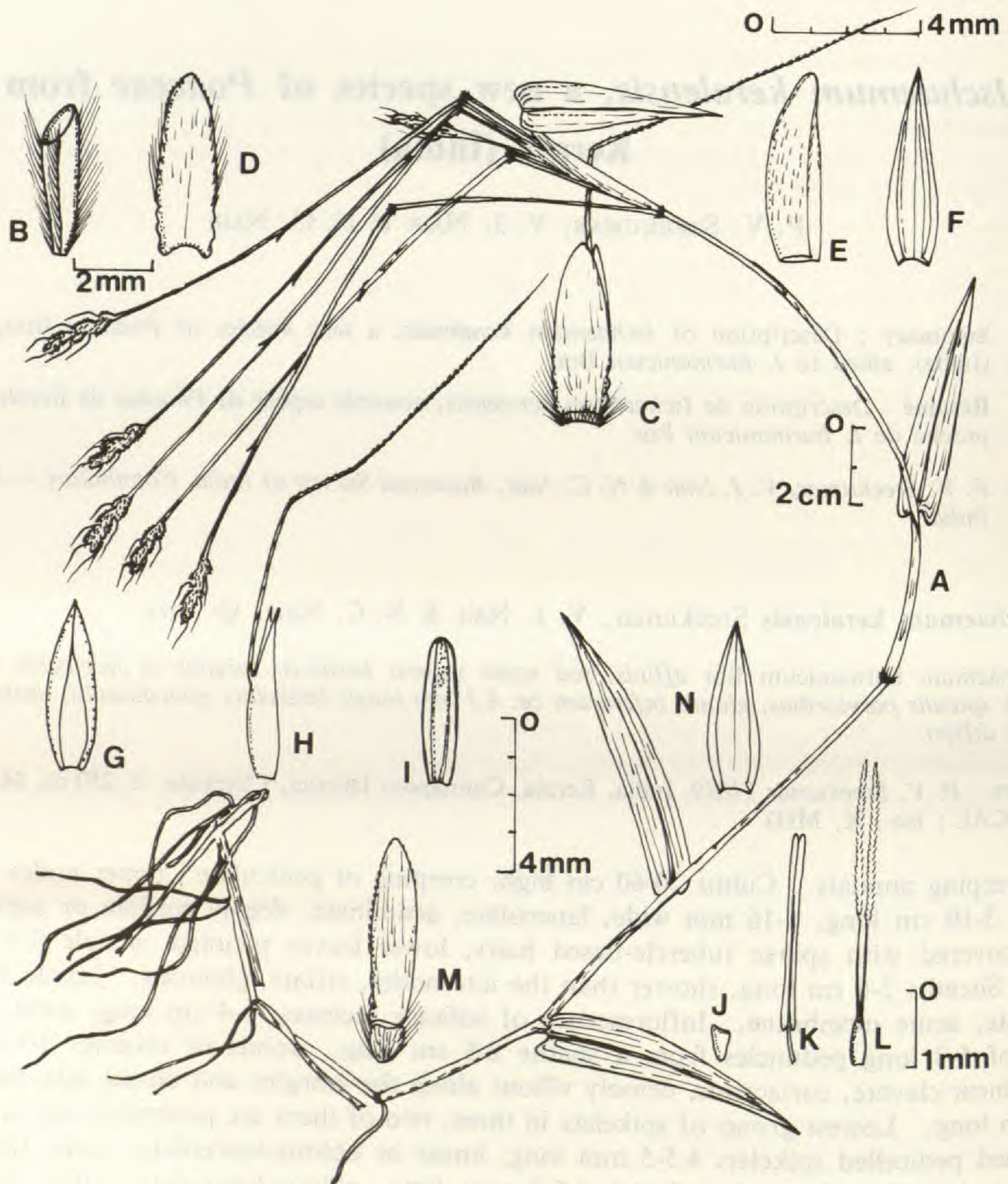
P. V. Sreekumar, V. J. Nair & N. C. Nair, Botanical Survey of India, Coimbatore — 641 003, India.

Ischaemum keralensis Sreekumar, V. J. Nair & N. C. Nair, *sp. nov.*

Ischaemum burmanicum Bor *affinis, sed nodis superis barbatis, racemis in fasciculos numerorum 5-8, spiculis parvioribus, glumis inferarum ca. 4.5 mm longis lateraliter paucinodulis, antheris brevioribus differt.*

Type : *P. V. Sreekumar 71839*, India, Kerala, Cannanore District, Cherkala, ± 250 m, 24.11.1981 (holo-, CAL ; iso-, K, MH).

Creeping annuals. Culms 20-60 cm high, creeping or geniculate ; upper nodes villous. Leaves 3-10 cm long, 6-16 mm wide, lanceolate, acuminate, deeply cordate or sagittate at base, covered with sparse tubercle-based hairs, lower leaves petioled, petiole 0.5-1.5 cm long. Sheaths 2-6 cm long, shorter than the internodes, striate, glabrous. Ligule 1-2 mm, an ovate, acute membrane. Inflorescence of solitary racemes, 1-4 cm long, stout, in fascicles of 5-8 long peduncles from a spathe 2-5 cm long. Joints of racemes 3.5-4.0 mm long, linear-clavate, coriaceous, densely villous along the margins and dorsal side, hairs 0.5-2.5 mm long. Lowest group of spikelets in three, two of them are pedicelled and unawned. Unawned pedicelled spikelets 4.5-5 mm long, linear or oblong-lanceolate, single flowered ; floret male. Awned sessile spikelet 4.5-5 mm long, oblong-lanceolate, callus bearded ; lower glume 4.5-5 × 1-1.25 mm, oblong-acute, coriaceous, faintly 9-11-nerved, sparsely villous in the lower half and also along the margins, with a few side nodules, margins inturned, scabrid towards apex ; upper glume 4.5-5 × 1.5-1.75 mm, boat-shaped or ovate-lanceolate when spread, coriaceous, sharply keeled, keel minutely winged and scabrid towards apex, strongly 3-nerved, margins hyaline, ciliate in the upper half, softly hairy on dorsal side ; lower floret male ; lemma 4.5-5 × 1-1.5 mm, ovate-lanceolate, delicate, hyaline, faintly 3-5-nerved, margins infolded, ciliolate in the upper half ; palea 4-5 × 1-



Pl. 1. — **Ischaemum keralensis** : **A**, entire plant ; **B**, joint (rhachis) ; **C**, sessile spikelet (dorsal view) ; **D**, lower glume of the sessile spikelet (dorsal view) ; **E**, upper glume (lateral view) ; **F**, lower lemma (ventral view) ; **G**, palea (ventral view) ; **H**, upper lemma (lateral view) ; **I**, upper palea (dorsal view) ; **J**, lodicule ; **K**, stamen ; **L**, pistil ; **M**, pedicelled spikelet ; **N**, upper lemma of the pedicelled spikelet (ventral view).

1.5 mm, elliptic-lanceolate, delicate, hyaline, 2-keeled, 2-nerved, glabrous ; stamens 3, anthers 1-1.5 mm long ; upper floret bisexual ; lemma 4-4.5 × 0.75-1 mm, notched, lobes acuminate, delicate, hyaline, faintly 3-nerved ; awn 12-16 mm long, geniculate, column 4-6 mm long, brown, bristle pale, scabrid ; palea 3.5-4 × 0.5-0.75 mm, linear or oblong, delicate, hyaline, 2-keeled, 2-nerved, glabrous with a few wart like dots towards apex ; lodicules 2, each *ca.* 0.5 × 0.25 mm, oblanceolate, retuse at apex ; stamens 3, anthers 2-3 mm long, filaments short ; ovary *ca.* 0.5 mm long, oblong, styles *ca.* 1.5 mm long, slender, stigma *ca.* 2 mm long, feathery. Pedicelled spikelets 4.5-5 mm long, oblong-lanceolate, unawned ; pedicels *ca.* 1 mm long, clavate, sparsely villous ; lower glume 4.5-5 × 1-1.25 mm, oblong-lanceolate, coriaceous, sparsely villous or glabrous, margins inflexed, scabrid towards apex ; upper glume 4.5-5 × 1-1.5 mm, ovate-lanceolate, coriaceous, faintly 3-5-nerved, glabrous ; florets more or less similar to those of the sessile spikelet ; upper lemma 4-4.5 × 1-1.25 mm, oblong-lanceolate, entire, delicate, hyaline, faintly 3-nerved, glabrous.

Growing in moist rocky places ; usually in shady places ; locally very rare.

This species is allied to *Ischaemum burmanicum* Bor, but markedly differs from it as shown in the table.

Ischaemum burmanicum	*Ischaemum keralensis*
1. Nodes glabrous	Upper nodes bearded
2. Racemes terminating the branches and the main culm, not in fascicles	Racemes in fascicles of 5-8 from a spathe, long peduncled
3. Spikelets larger, up to 7 mm long	Spikelets smaller, up to 5 mm long
4. Lower glume *ca.* 6.5 mm long, smooth, without side nodules	Lower glume *ca.* 4.5 mm long, with a few side nodules
5. Anthers longer	Anthers shorter

Acknowledgements : The authors are thankful to Dr. Thomas A. Cope of the Royal Botanic Gardens, Kew, for kindly examining their specimens and giving his valuable opinion. Smt. C. P. Malathi has drawn the habit sketch.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 139-154.

Recherche de marqueurs du mode de croissance cambiale chez *Hevea brasiliensis* (*Euphorbiaceae*) : Les anneaux de croissance rythmique du bois juvénile

E. DE FAŸ

Résumé : Les variations histologiques au niveau des formations secondaires (cambium, bois, liber et ses laticifères) ainsi que leur distribution en fonction des unités de croissance sont étudiées chez quatre jeunes pieds d'*Hevea brasiliensis*. Dans le bois du tronc, alternent des couches claires et sombres qui correspondent à des variations répétitives de l'espacement des bandes de parenchyme axial. A chaque cycle de croissance apicale s'installe dans tout le tronc un anneau supplémentaire constitué de bois initial clair et de bois final sombre. La formation périodique des anneaux du bois, l'existence des gradients verticaux de différenciation du bois et d'intensité de l'activité cambiale, leurs rapports avec les poussées de croissance apicale, permettent de conclure que le cambium des jeunes Hévéas a un fonctionnement rythmique, contrôlé par l'activité des méristèmes apicaux. Toutefois, l'élaboration d'un nouveau manteau de laticifères au sein du liber ne survient pas à chaque cycle de croissance apicale et ne s'étend pas dans tout le tronc. L'existence d'un mécanisme complexe présidant à l'initiation des laticifères secondaires est évoquée.

Summary : Histological variations in secondary tissue formations (cambium, xylem, phloem and their laticiferous tubes) and their distribution in relation to growth units were studied in 4 young *Hevea brasiliensis* plants. In the wood of the main trunk, light layers alternate with dark layers, corresponding with repeated variations in the spacing of tangential bands of axial wood parenchyma cells. At every apical growth cycle, a ring is formed all along the length of the trunk, this ring consists of an initial light early wood and a dark late wood. The periodic wood ring formation, the vertical gradients in its differenciation and in the intensity of cambial activity are all related to apical growth flushes, thereby allowing us to conclude that cambial activity is rhythmic and is controlled by the meristematic activity of the apex. The formation of new laticiferous layers within the phloem does not occur at every apical growth cycle and does not extend throughout the whole trunk. Therefore a complex mechanism exists which is responsible for the initiation of the secondary laticiferous tubes.

Élisabeth de Faÿ, Laboratoire de Botanique, 04 B.P. 322 Abidjan 04, Côte d'Ivoire.

INTRODUCTION

Les phénomènes de la croissance des arbres ont fait l'objet de très nombreux travaux descriptifs, morphogénétiques, physiologiques (contrôle hormonal) et ultrastructuraux (KOZLOWSKI, 1971 ; PHILIPSON et al., 1971 ; ZIMMERMANN & BROWN, 1971 ; CATESSON, 1974 ;

ESAU, 1979 ; KRAMER & KOZLOWSKI, 1979 ; SAVIDGE & WAREING, 1981 ; LARSON, 1982...). Toutefois, il s'agit essentiellement d'études portant sur des arbres de la zone tempérée.

En ce qui concerne les espèces arborescentes des régions tropicales et équatoriales, les recherches sur l'élongation, la ramification, le renouvellement des feuilles ont apporté des informations originales (BOND, 1942 ; HOLDSWORTH, 1963 ; SCARRONE, 1964, 1965, 1966 ; HALLÉ & MARTIN, 1968 ; VOGEL, 1974, 1975) ; les notions de croissance continue et de croissance rythmique, de rythme endogène et de rythme exogène ont été précisées ; la richesse des modèles architecturaux a été mise en évidence (HALLÉ & OLDEMAN, 1970).

Par contre, sur le fonctionnement du cambium des arbres tropicaux, les connaissances actuelles sont encore très incomplètes. Les informations les plus nombreuses concernent la fabrication du bois. Depuis le début du siècle, de nombreux chercheurs, en Asie, en Afrique, en Amérique et en Australie, se sont intéressés aux accroissements annuels du bois des arbres tropicaux ainsi qu'à l'existence et à la signification des cernes du tronc (MARIAUX, 1967, 1981). Ces études ont permis de classer les espèces forestières tropicales en deux grands groupes (FAHN et al., 1981) :

— espèces dont le bois n'a pas de cernes bien définis ;
— espèces dont le bois présente des cernes définis.

Parmi ces dernières, un grand nombre ont des cernes annuels. En particulier, chez les espèces africaines suivantes : *Terminalia superba, Afzelia sp., Mansonia altissima, Chlorophora excelsa, Triplochiton scleroxylon* et plusieurs Méliacées, il est bien établi que le cambium du tronc élabore le bois de façon intermittente ; la croissance cambiale a lieu durant une grande partie de l'année, puis s'interrompt pour une courte période, la limite du cerne correspondant à celle-ci (MARIAUX, 1969 ; DETIENNE, 1975*a* et *b*, 1976 ; DETIENNE & MARIAUX, 1976, 1977).

En ce qui concerne les variations saisonnières de l'activité cambiale, de la mise en place et du devenir du bois et du liber, ou des réserves amylacées et de la composition de la sève élaborée, les investigations histologiques sont rares et très fragmentaires (LAWTON & LAWTON, 1971 ; RAO, 1972 ; AMOBI, 1973, 1974 ; GHOUSE & SHAMIMA HASHMI, 1979 ; ROGERS, 1981). C'est au niveau du tronc que ces variations ont été principalement étudiées ; mais les jeunes rameaux ont aussi fait l'objet de quelques recherches histologiques (RAO, 1972 ; AMOBI, 1974), notamment chez l'*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.

Cependant, tous ces travaux ont porté sur des arbres adultes et bien développés. Et les chercheurs ont souvent essayé de corréler les périodicités observées avec des changements de l'état phénologique des arbres ou avec des variations des facteurs climatiques.

Notre objectif présent est de préciser le mode de croissance cambiale d'arbres tropicaux au stade juvénile.

Nous avons choisi d'étudier de jeunes *Hevea brasiliensis* dont la croissance apicale a été décrite par HALLÉ & MARTIN (1968). Ces jeunes arbres ont des poussées de croissance périodiques qui mettent en place des unités bien définies par la dimension et la morphologie des feuilles différenciées. Ces auteurs ont montré que l'activité mitotique et la synthèse hormonale du méristème apical étaient rythmiques. Et sachant que les substances de croissance déterminent la prolifération des cambiums, ils ont émis l'hypothèse d'un fonctionnement cambial rythmique.

Nous avons donc cherché, au niveau des formations secondaires (cambium, bois et

liber), des indicateurs d'un fonctionnement cambial rythmique. L'existence de variations histologiques a été examinée ainsi que leur répétition et leur distribution dans le tronc en fonction des différentes unités de croissance ou du stade de différenciation du bourgeon apical.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MATÉRIEL VÉGÉTAL

Le matériel végétal provient de la station expérimentale de l'IRCA en Côte d'Ivoire (station de Bimbresso). Quatre semenceaux ayant pour parent maternel le clone GT1 ont été étudiés, 2 à l'âge de 1 an (RI et NRI) et les autres vers 1 an et demi (RII et NRII). Dans chaque cas, l'un des arbres était ramifié, l'autre n'avait pas encore différencié de branches. Chaque petit arbre a été sectionné à la base du tronc et débarrassé de ses feuilles ; les différentes unités de croissance ont été délimitées par un trait de crayon feutre indélébile et marquées du numéro d'ordre d'apparition de l'étage.

MÉTHODES

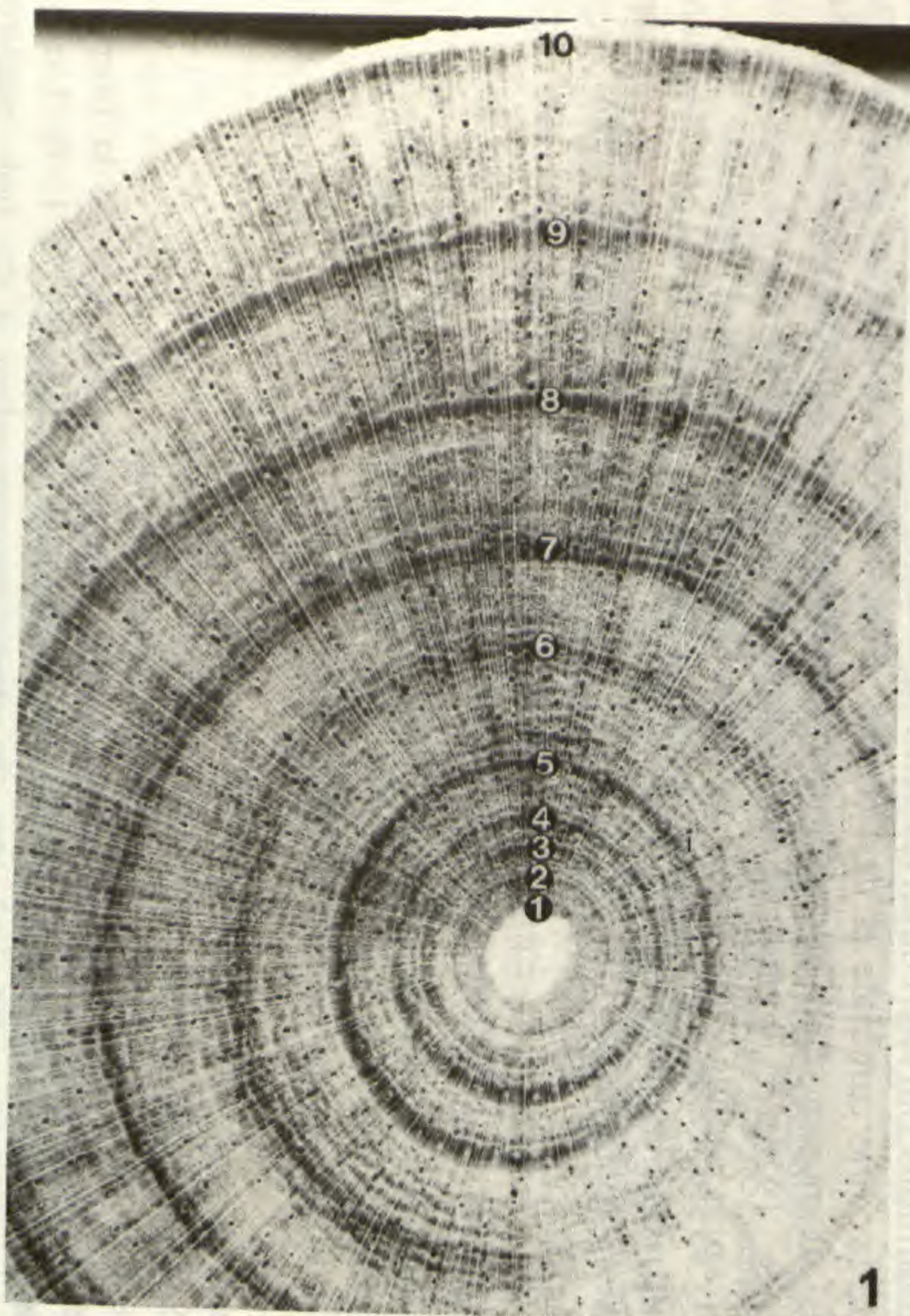
Deux types d'échantillons ont été prélevés. D'une part, des petites carottes d'écorce et de bois superficiel ont été obtenues à l'aide d'un trocard à ponction osseuse de 4 mm de diamètre. Ces échantillons ont été conservés dans le fixateur CRAF I (Sass, 1958) pour une étude ultérieure de la zone cambiale et de l'écorce. Celle-ci a été réalisée sur sections transversales, obtenues au moyen d'un microtome à congélation, et colorées par le rouge Soudan (Dop & Gautie, 1928) et le bleu Alcian (adapté de Lison, 1960).

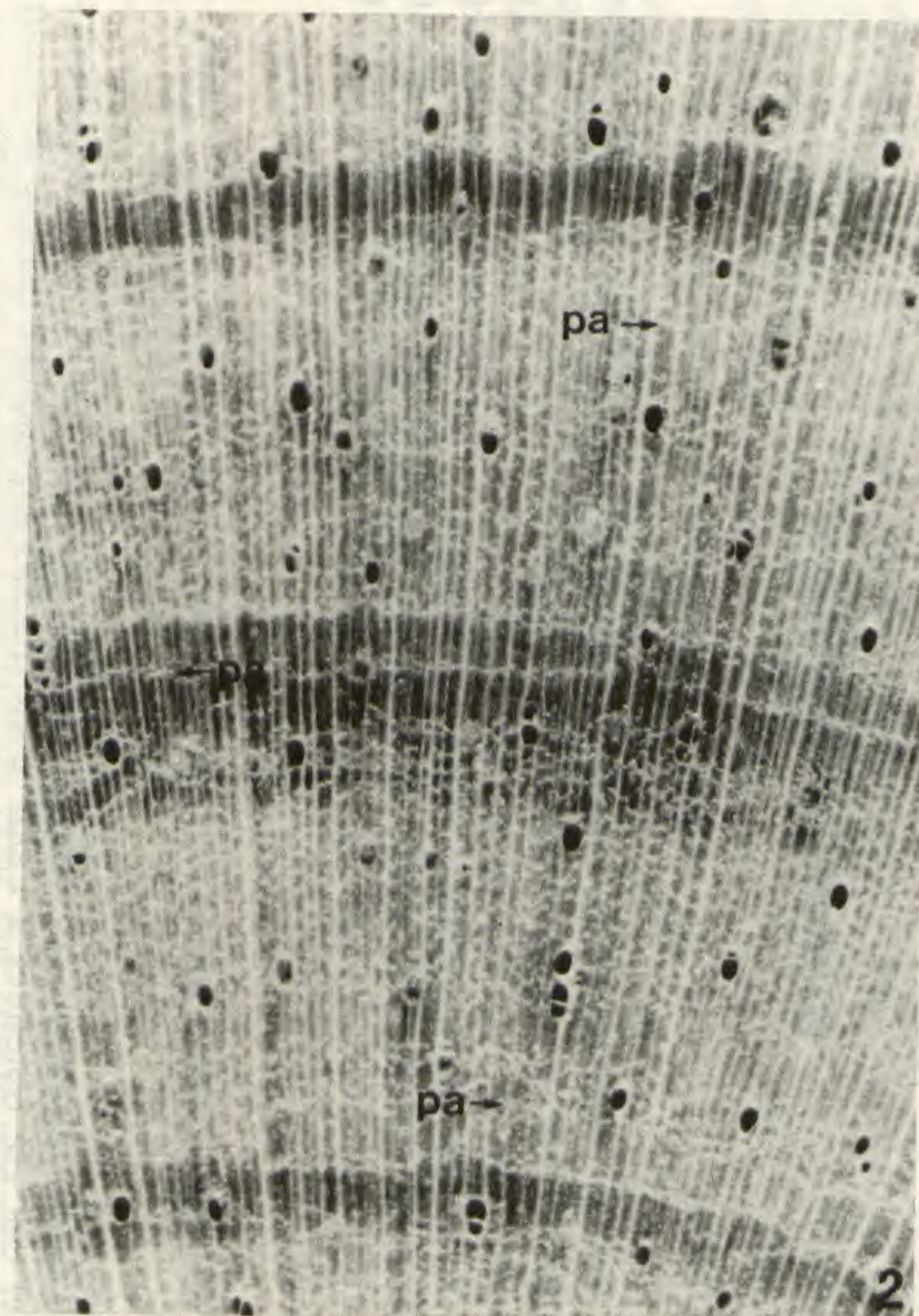
D'autre part, après séchage des troncs en salle climatisée, 1, 2 ou 3 rondelles de 2 cm d'épaisseur environ ont été coupées dans la partie médiane de chaque unité de croissance. Un premier ponçage grossier sur les deux faces a été suivi d'un traitement de plusieurs heures à l'eau de Javel à la concentration du commerce (adapté de Mariaux, 1969). Après ce blanchiment, les rondelles ont été à nouveau polies, très finement, à l'aide de papiers abrasifs montés sur un tour polissoir et en présence d'eau.

RÉSULTATS

I. VARIATIONS DANS LE BOIS

Les rondelles de bois présentent à l'œil nu ou au faible grossissement de la loupe une succession de couches concentriques alternativement sombres et claires (Pl. 1, *1*). Un grossissement supérieur montre que les couches sombres correspondent à du bois pauvre en parenchyme axial ; les couches claires, par contre, sont très riches en bandes concentriques plus ou moins anastomosées de parenchyme axial (Pl. 1, *2*).





Pl. 1. — « Cernes » dans le tronc d'un jeune **Hevea brasiliensis**, âgé de 1 an : **1**, section transversale polie d'un tronçon de la première unité de croissance (RI n° 1) × 4,5 ; 10 couches sombres sont visibles ; **2**, détail de la même section × 16 ; la densité des bandes de parenchyme axial (pa) est élevée au niveau des couches claires ; les couches sombres sont, par contre, pauvres en parenchyme axial.

Ainsi, des variations répétitives de la densité des bandes de parenchyme axial s'observent dans le bois de la partie aérienne des très jeunes *Hevea brasiliensis.*

La première couche de bois autour de la moëlle paraît sombre ; les couches sombres les plus internes et particulièrement celles des étages inférieurs sont très nettes et proportionnellement plus importantes que les couches claires. Par contre, dans les zones périphériques et dans les unités de croissance les plus récentes, les couches sombres sont souvent très estompées ; on distingue mal l'alternance bois clair, bois sombre. Il s'ensuit que le comptage de ces couches devient plus difficile au fur et à mesure que l'Hévéa grandit ; les couches sombres pouvant prêter à confusion ou être effacées localement, leur dénombrement devient imprécis.

Dans les premiers mois de la croissance des Hévéas, le bois du tronc présente donc des variations de couleur et de structure très nettes ; celles-ci s'estompent quand l'arbre avance en âge.

Les couches concentriques sombres ou bien claires ont été comptées sur les deux surfaces polies et humides de chaque rondelle appartenant aux quatre arbres étudiés RI, NRI, RII et NRII. Un minimum de deux lectures a donc été fait par étage. L'analyse des résultats (Tableaux 1 et 2) indique :

— Dans une même unité de croissance, le nombre de couches concentriques est habituellement constant avec soit autant de couches claires que de couches sombres, soit une couche claire en moins.

— Ce nombre augmente régulièrement d'une unité de croissance à l'autre de l'apex vers la base du tronc. D'une façon générale, le bois du nième étage possède une couche claire et une couche sombre de plus que celui de l'étage plus récent (n + 1)ième — ou bien le même nombre — ainsi qu'une couche claire et une couche sombre de moins que celui de l'étage plus ancien (n — 1)ième — ou bien le même nombre.

Il s'ensuit que lors de chaque nouvelle poussée de croissance se différencie dans tout le tronc un anneau de bois supplémentaire, matérialisé par la succession d'une couche claire et d'une couche sombre. La différenciation des dérivés cambiaux internes est donc synchronisée avec le fonctionnement apical rythmique.

Nous avons figuré schématiquement ces anneaux de bois le long du tronc des quatre jeunes Hévéas étudiés (Pl. 2) ; les couches de bois périphériques sont alors bien mises en évidence et peuvent être étudiées en fonction du stade atteint par le bourgeon apical.

Rappelons rapidement les quatre stades successifs du cycle (GENER, 1966 ; MARTIN, 1966) :

— Stade A ou débourrement : le bourgeon terminal s'ouvre et la nouvelle unité de croissance apparaît.

— Stade B ou croissance : élongation très rapide des entre-nœuds ; les nouvelles feuilles assimilatrices ont des limbes d'abord très anthocyaniques et dressés (stade B_1) ; puis les limbes se renversent et la teinte rouge s'atténue (stade B_2).

— Stade C ou maturation foliaire : il se caractérise par un accroissement rapide et

TABLEAU 1 : Distribution des couches concentriques du bois en fonction des unités de croissance successives de l'axe aérien de deux jeunes *Hevea brasiliensis* de 1 an. (Dernière ligne, lire B_1 au lieu de B_2).

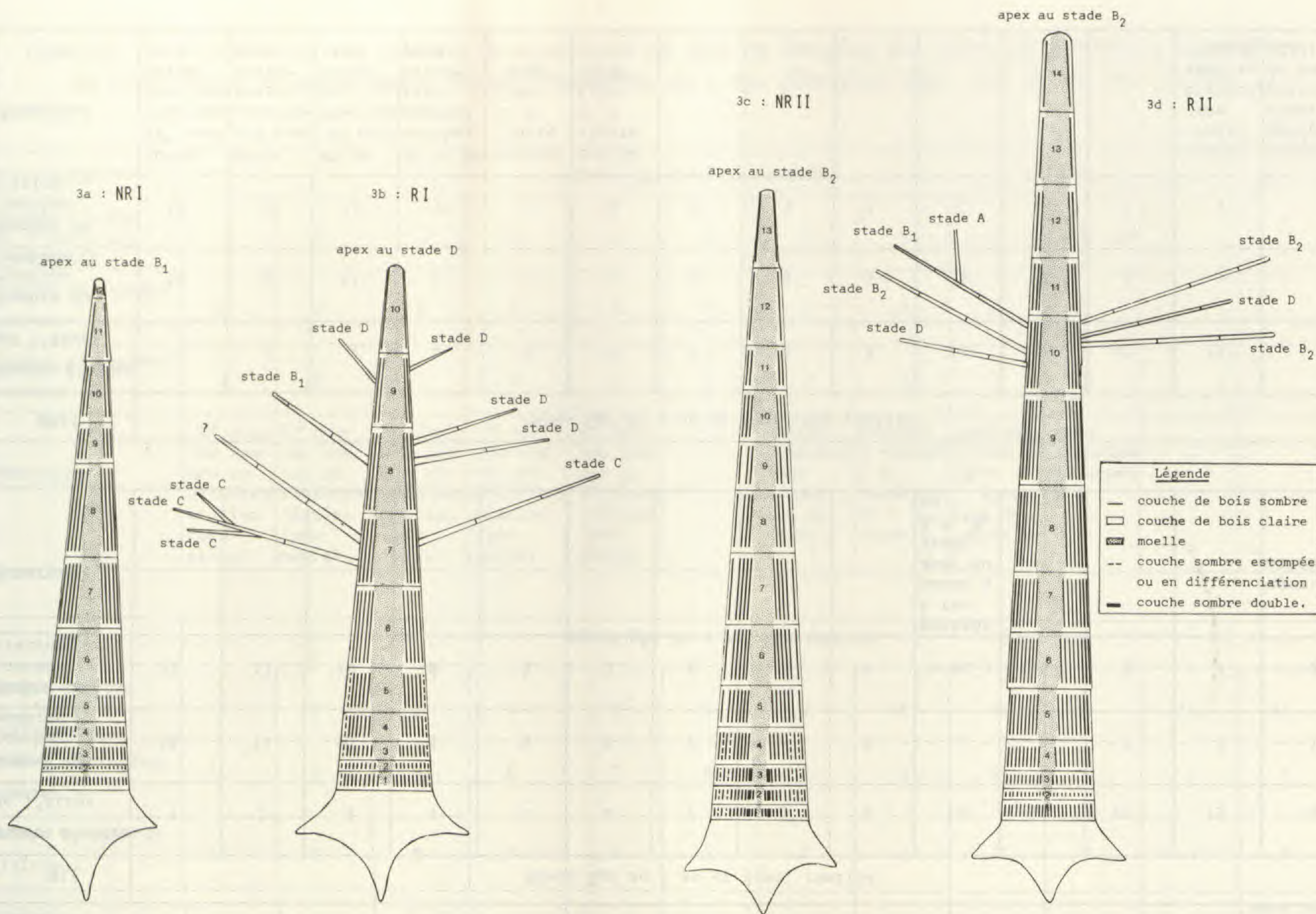
RI	Hévéa âgé de 1 an, ramifié										
Numéro d'ordre de l'unité de croissance	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
Nombre de couches sombres	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1		
Nombre de couches claires	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0		
Remarques	10^e couche sombre en différenciation (peu nette)	9^e couche sombre en différenciation (peu nette)	8^e couche sombre en différenciation (peu nette)	7^e couche sombre en différenciation (peu nette)	6^e couche sombre en différenciation (peu nette)		portant 3 rameaux dont l'apex est au stade C	portant 3 rameaux 2 au stade D et 1 au stade B_1	portant 2 rameaux dont l'apex est au stade D	apex principal au stade D		

NRI	Hévéa âgé de 1 an, non ramifié										
Numéro d'ordre de l'unité de croissance	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Nombre de couches sombres	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	1
Nombre de couches claires	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	1	0
Remarque												apex au stade B_2

TABLEAU 2 : Distribution des couches concentriques du bois en fonction des unités de croissance successives de l'axe aérien de deux jeunes *Hevea brasiliensis* de 1 an et demi.

RII	Hévéa âgé de 1 an et demi, ramifié													
Numéro d'ordre de l'étage	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Nombre de couches sombres	12	11	10	9	8	8	7	6	5	4	3	2	1	1
Nombre de couches claires	12	11	10	9	8	7	6	5	4	4 ou 3	3	2	1	0
Remarques										portant 6 rameaux ; apex au stade A, B_1, B_2 ou D				apex au stade B_2

NRII	Hévéa âgé de 1 an et demi, non ramifié													
Numéro d'ordre de l'étage	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Nombre de couches sombres	13	12	11	9	7	6	5	4	3	3	2	1	1	
Nombre de couches claires	13	12	11	9	7	6	5	4	3	3	2	1	1	
Remarques	10e et 12e couches sombres très estompées	9e et 11e couches sombres très estompées	8e et 10e couches sombres très estompées	6e et 8e couches sombres très estompées	couche claire n° 6 très large	couche claire n° 5 très large							couche claire très étroite; apex au stade B_2	couche périphérique partout de bois clair



Pl. 2. — Représentation schématique des anneaux de bois le long du tronc de quatre jeunes **Hevea brasiliensis** (3a = NRI, 3b = RI, 3c = NRII et 3d = RII), d'après plusieurs observations faites dans la zone médiane de chaque unité de croissance. La position des unités de croissance successives est respectée ; leur longueur est réduite au 1/48[e] ; le nombre de ramifications et l'état phénologique des apex sont indiqués.

synchrone de la surface des limbes ; ceux-ci sont flasques, pendants et de couleur vert clair.

— Stade D ou « dormance » : il débute au moment où les limbes ne sont plus passivement soumis à la pesanteur et commencent à se redresser ; à la fin de ce stade, le bourgeon s'arrondit déjà.

Cas de l'Hévéa RI dont l'apex du tronc est au stade D (Pl. 2, *3b*).

Lors de l'abattage de cet hévéa ramifié âgé de 1 an, le bourgeon apical était gonflé, sur le point de débourrer ; ceci indique la fin du stade D d'après Martin (1966) ; les bourgeons des branches étaient parvenus en fin de cycle (stades C ou D pour la plupart) ; dans tout le tronc, la couche de bois périphérique était une couche sombre.

Cas de l'Hévéa NRI dont l'apex est au stade B_1 (Pl. 2, *3a*).

Cet arbre non ramifié, âgé de 1 an, a été abattu alors que son apex était au stade B_1 du début de croissance ; le xylème secondaire avait déjà commencé à se différencier dans l'unité en formation ; l'unité précédente (le 11ᵉ étage) avait formé une couche de bois clair ; mais dans les étages inférieurs la couche périphérique était de bois sombre.

Cas de l'Hévéa NRII dont l'apex est au stade B_2 (Pl. 2, *3c*).

Au moment du prélèvement de NRII, Hévéa non ramifié âgé de 1 an et demi, la croissance de l'étage terminal était plus avancée et correspondait au stade B_2 ; le cambium commençait à édifier une couche de bois clair dans tout le tronc. Notons, par ailleurs, que l'interprétation de la continuité des limites sombres sur toute la longueur du tronc est ici compliquée. Pour ce faire, nous avons admis que certaines couches sombres récentes étaient localement peu visibles et qu'il existait un anneau dédoublé dans les étages 1, 2 et 3.

Cas de l'Hévéa RII dont l'apex du tronc est au stade B_2 (Pl. 2, *3d*).

L'abattage de l'arbre ramifié de 1 an et demi a eu lieu au moment où le dernier article du tronc était au stade B_2 ; les autres bourgeons des branches étaient à des stades divers (A, B_1, B_2 et D) ; l'installation des couches claires et des couches sombres ne s'est pas faite en même temps dans les différents étages, mais de façon progressive de l'apex vers la base du tronc.

Ces observations permettent de conclure que :

— La première couche sombre située à proximité de la moëlle est mise en place dans l'étage en croissance.

— A ce moment est initiée, dans l'unité de croissance immédiatement inférieure, une couche de bois clair riche en parenchyme axial.

— La mise en place de la couche claire gagne progressivement la base du tronc.

— L'installation de la couche de bois sombre est postérieure et, vraisemblablement, elle survient à la fin de la poussée de croissance (stade C ou stade D).

— La vitesse de progression du front de différenciation semble être influencée par l'existence de branches et l'état phénologique de leurs apex.

II. VARIATIONS DANS LE LIBER

L'épaisseur de la bande de tubes criblés fonctionnels a été mesurée au milieu de chaque unité de croissance sur sections transversales colorées au rouge Soudan et au bleu Alcian. De nos résultats, nous retiendrons deux points :

— Dans le dernier étage de l'Hévéa NRI, qui commence à s'allonger (stade B_1), le phloème secondaire n'est pas encore différencié, alors que le xylème secondaire est déjà mis en place.

— Dans le dernier étage des trois autres arbres, dont l'apex a atteint un stade de différenciation plus avancé (stades B_2 et D), les tubes criblés secondaires, déjà fabriqués en grand nombre, sont fonctionnels.

Ainsi, les formations secondaires sont installées pendant le stade d'élongation de l'étage en formation, le bois étant différencié un peu plus tôt que le liber. Une vascularisation axiale efficace est assurée très tôt.

Les manteaux de laticifères secondaires (formations concentriques successives de tubes laticifères au sein du liber) ont été dénombrés sur les mêmes coupes (Tableau 3). Sont ainsi mis en évidence les résultats suivants :

— Le liber des étages récents ne contient que des laticifères primaires.

— Les laticifères secondaires apparaissent tardivement dans des unités de croissance déjà âgées, situées à une certaine distance de l'apex.

Ces laticifères forment des manchons irréguliers et souvent anastomosés dans le liber interne. Dans le liber externe, ceux-ci sont très fortement déformés par la dilatation parenchymateuse des rayons et par la compression exercée par les tissus secondaires en expansion. Malgré l'imprécision qui en résulte, surtout dans les étages les plus anciens, il est clair que le nombre des manteaux augmente vers la base du tronc, mais irrégulièrement par rapport aux unités de croissance.

La fabrication par le cambium des laticifères secondaires en manchons successifs au sein du liber ne dépend donc pas uniquement de l'activité rythmique des méristèmes apicaux.

III. VARIATIONS AU NIVEAU DE LA ZONE CAMBIALE

Chez l'Hévéa, il apparaît que les cellules mères des vaisseaux du bois entrent très rapidement et de façon spectaculaire dans leur phase d'élargissement diamétral, si bien que la zone cambiale reste étroite. Pour étudier l'intensité du fonctionnement cambial, nous avons

TABLEAU 3 : Distribution des manteaux de laticifères secondaires dans les différentes unités de croissance de quatre jeunes *Hevea brasiliensis*.

RI	Hévéa âgé de 1 an, ramifié													
Numéro d'ordre de l'unité de croissance	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10				
Nombre de manteaux de laticifères	7 ou 8	7	6	4 ou 5	2 ou 3	0,1 ou 2	0 ou 1	0	0	0				

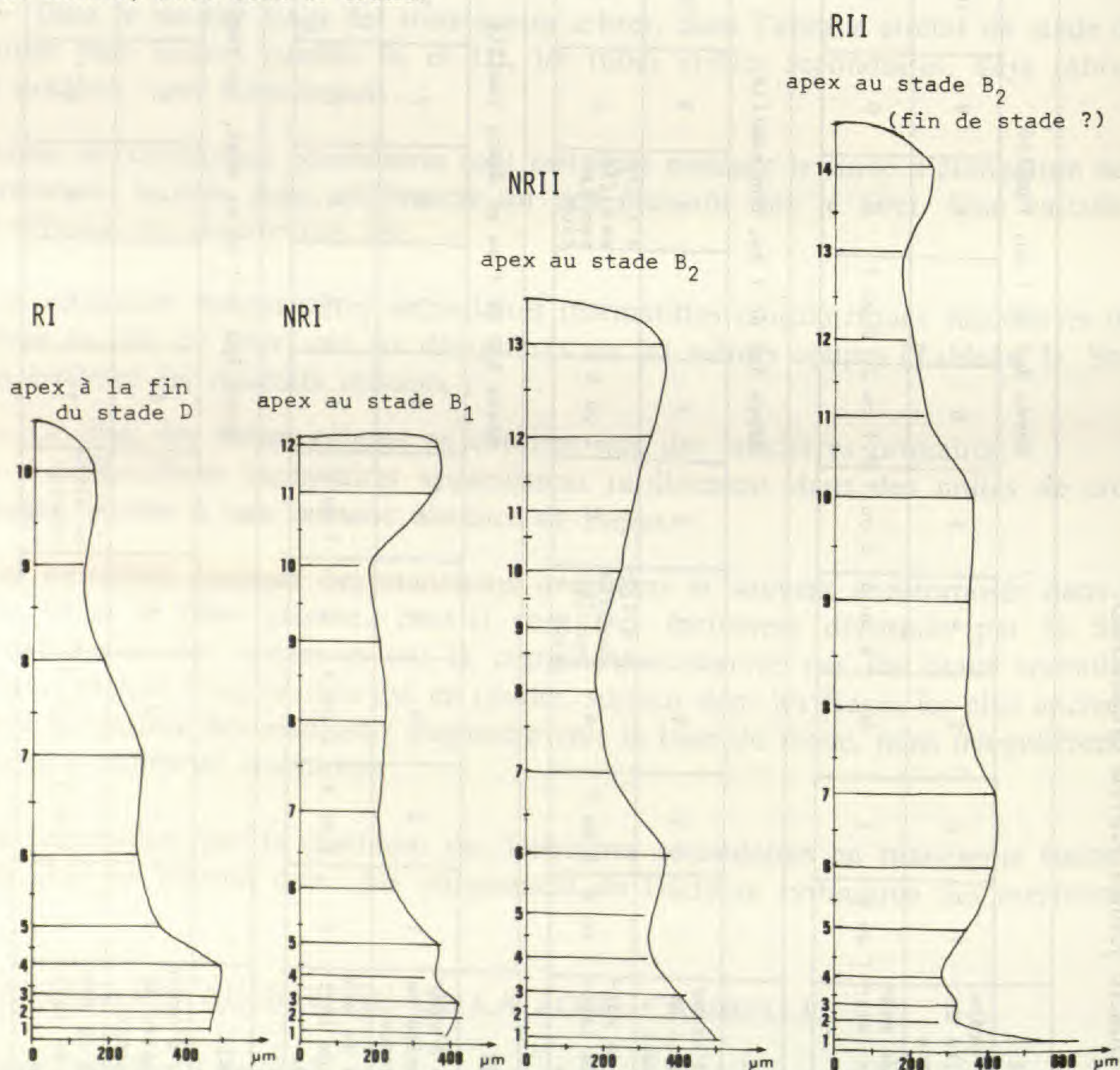
NRI	Hévéa âgé de 1 an, non ramifié													
Numéro d'ordre de l'unité de croissance	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
Nombre de manteaux de laticifères	7 ou 8	6 ou 7	4	4 + 1/2 en différenciation	3	2 ou 3	1	1 + 1/2 en différenciation	0	0	0	0		

RII	Hévéa âgé de 1 an et demi, ramifié													
Numéro d'ordre de l'unité de croissance	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Nombre de manteaux de laticifères	5	3 ou 4	2 ou 3	2	1 ou 2	1	1	0	0	0	0	0	0	0

NRII	Hévéa âgé de 1 an et demi, non ramifié													
Numéro d'ordre de l'unité de croissance	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Nombre de manteaux de laticifères	6	4 ou 5	3 ou 4	2	1 + 1/2 en différenciation	1	1	0	0	0	0	0	0	

donc mesuré la largeur de la zone cambiale et des tissus en différenciation, sur les sections précédentes colorées au rouge Soudan et au bleu Alcian. Du côté du liber, cette zone active est aisément limitée aux premiers tubes criblés fonctionnels ou au premier manteau de laticifères colorés en rouge. Nous avons choisi pour limite interne le changement de coloration des fibres ligneuses ; les fibres dont les parois sont colorées par le bleu Alcian — qui caractérise les polysaccharides acides — sont dites en différenciation ; lorsque les parois ne prennent plus le bleu, les fibres, lignifiées, sont considérées comme complètement différenciées et ne sont plus comptabilisées.

Nos mesures rendent compte, pour les quatre Hévéas étudiés, de l'activité cambiale globale — les phénomènes de division et de différenciation ne sont pas dissociés — à différentes hauteurs du tronc qui sont fonctions du nombre et de la longueur des unités de croissance. Les diagrammes représentant la largeur de cette zone active par rapport à sa position le long du tronc (Pl. 3) montrent que l'activité du cambium n'est pas identique, à un moment donné, dans tout le tronc.



Pl. 3. — Représentation schématique des variations d'intensité du fonctionnement cambial le long du tronc de quatre jeunes **Hevea brasiliensis** ; en abscisses, largeur de la zone cambiale et des tissus en différenciation, en µm ; en ordonnées, position et longueur (réduites au 1/50ᵉ) des différentes unités de croissance du tronc.

Deux remarques supplémentaires peuvent être dégagées :

— Dans les quatre cas, un pic d'activité s'observe à la base du tronc ; il pourrait expliquer la tendance à la conicité du tronc des Hévéas provenant de la germination d'une graine.

— La distribution verticale des minima et des pics d'activité cambiale à proximité de l'apex semble être en rapport avec l'état phénologique de l'apex.

En effet, chez RI, dont le bourgeon apical est sur le point de débourrer, le minimum d'activité cambiale est situé dans les deux dernières unités de croissance formées.

Ce minimum est plus éloigné de l'apex chez NRI, dont l'étage terminal commence à s'allonger (stade B_1) ; un pic d'activité est mis en évidence dans les deux étages plus récents.

Chez NRII, dont le dernier étage a atteint le stade B_2 plus évolué, le minimum d'activité cambiale est encore plus distant de l'apex ; un pic d'activité se remarque dans les étages supérieurs.

Cependant, chez RII, ce minimum est situé à proximité du sommet ; il se pourrait, dans ce cas, que l'apex fût à un stade B_2, plus avancé que celui de NRII et très voisin du stade suivant de maturation des feuilles (stade C). Il n'est, en effet, pas facile de discerner la fin du stade B_2 et le début du stade C.

Ainsi, lorsqu'une nouvelle unité de croissance s'installe, le cambium est très actif à proximité de l'apex ; cette activité se ralentit fortement lorsque la croissance en longueur s'arrête. Pics et minima semblent se déplacer progressivement vers la base du tronc. Le fonctionnement du cambium vasculaire semble donc contrôlé par l'activité rythmique des méristèmes apicaux.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Cette étude de la distribution verticale des variations histologiques observées dans les formations secondaires du tronc nous a permis de préciser plusieurs points :

— Le bois des très jeunes *Hevea brasiliensis* présente des couches concentriques de couleurs alternativement claires et sombres ; elles correspondent à des variations dans l'espacement des bandes de parenchyme axial.

— Ce sont des indicateurs d'une différenciation rythmique des dérivés cambiaux internes à chaque cycle de croissance apicale.

— Les manchons concentriques de laticifères n'ont pas la même signification au sein du liber.

— Le gradient de différenciation qui s'observe dans le bois périphérique de l'apex vers la base du tronc, ainsi que le gradient d'intensité de l'activité cambiale, de même sens, dépendent de l'état phénologique des apex. Ces résultats sont en accord avec les concepts du mouvement descendant des substances de croissance à partir des apex réactivés et avec leur rôle dans les phénomènes de division cambiale et de différenciation des tissus secondaires (ZIMMERMANN & BROWN, 1971 ; PHILIPSON et al., 1971 ; KRAMER & KOZLOWSKI, 1979).

Nous en concluons que dans les premiers mois de la croissance des *Hevea brasiliensis*, le cambium de la partie aérienne a un fonctionnement rythmique dépendant de l'activité méristématique apicale. Cette activité rythmique inscrit dans le bois des sortes de cernes, véritables anneaux de croissance rythmique ; le bois initial clair est caractérisé par une densité élevée des bandes tangentielles du parenchyme axial ; le bois final sombre par un espacement important de ces bandes. Une étude chronologique est néanmoins entreprise pour mettre en évidence la croissance diamétrale rythmique.

En ce qui concerne le liber, nous pensons que la différenciation par la zone cambiale de laticifères secondaires n'est pas sous le seul contrôle des substances de croissance d'origine apicale ; nous supposons un mécanisme complexe où pourraient intervenir des inhibiteurs dont l'effet s'annulerait à une certaine distance de l'apex, ou des substances inductrices, d'une origine différente, synthétisées dans les parties âgées du tronc.

BIBLIOGRAPHIE

AMOBI, C. C., 1973. — Periodicity of wood formation in some trees of lowland rainforest in Nigeria. *Ann. Bot.* 37 : 211-218.

AMOBI, C. C., 1974. — Periodicity of wood formation in twigs of some tropical trees in Nigeria. *Ann. Bot.* 38 : 931-936.

BOND, T. E. T., 1942. — Studies in the vegetative growth and anatomy of the Tea plant (Camellia thea Link) with special reference to the phloem. — I. the flush shoot. *Ann. Bot.*, n. s., 6 : 607-629. — II. Further analysis of the flushing behaviour. *Ann. Bot.*, n. s., 9 : 183-216.

CATESSON, A. M., 1974. — Cambial cells. In ROBARDS, A. W. (ed.), *Dynamic aspects of plant ultrastructure* : 358-390, Mac Graw-Hill, New-York.

DETIENNE, P., 1975*a*. — *Nature et périodicité des cernes dans le bois de Doussié* (*Afzelia sp.*). Rapport de recherche, Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-sur-Marne.

DETIENNE, P., 1975*b*. — *Nature et périodicité des cernes dans le bois de Bété* (*Mansonia altissima* A. Chev.). Rapport de recherche, Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-sur-Marne.

DETIENNE, P., 1976. — *Nature et périodicité des cernes dans le bois d'Iroko* (*Chlorophora excelsa* Benth. & Hook.). Rapport de recherche, Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-sur-Marne.

DETIENNE, P. & MARIAUX, A., 1976. — Nature et périodicité des cernes dans le bois de Samba. *Bois et Forêts des Tropiques* 169 : 29-36.

DETIENNE, P. & MARIAUX, A., 1977. — Nature et périodicité des cernes dans les bois rouges des Méliacées africaines. *Bois et Forêts des Tropiques* 175 : 52-61.

DOP, P. & GAUTIE, A., 1928. — *Manuel de Technique Botanique Histologie et Microbie*. 2e ed., LAMARRE, J., Paris.

ESAU, K., 1977. — *Anatomy of seed plants*. 2e ed., WILLEY, J. and sons (ed.), New-York, London, Toronto.

FAHN, A., BURLEY, J., LONGMAN, K. A., MARIAUX, A. & TOMLINSON, P. B., 1981. — Possible contributions of wood anatomy to the determination of age of tropical trees. In BORMANN, F. H. & BERLYN, G., *Age and growth rate of tropical trees : new directions for research* : 31-51, New Haven, Yale University.

GENER, P., 1966. — *Le greffage de l'Hévéa. Influence des stades de poussée foliaire du greffon et du porte-greffe sur la réussite du greffage. Essai de mise en évidence de l'évolution de la concentration en A.I.A. dans les jeunes bourgeons d'Hévéa.* Opuscule technique, Service Agronomique de l'Institut de Recherche sur le Caoutchouc en Afrique.

GHOUSE, A. K. M. & SHAMIMA HASHMI, 1979. — Cambium periodicity in Polyalthia longifolia. *Phytomorphology* 29 : 64-67.

HALLÉ, F. & MARTIN, R., 1968. — Étude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (Hevea brasiliensis Müll.-Arg., Euphorbiacées-Crotonoïdées). *Adansonia,* sér. 2, 8 : 475-503.

HALLÉ, F. & OLDEMAN, R. A. A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Monog. Bot. et Biol. Vég., Masson (éd.).

HOLDSWORTH, M., 1963. — Intermittent growth of the Mango tree. *J. West African Sci. Assoc.* 7 : 163-171.

KOZLOWSKI, T. T., 1971. — *Growth and development of trees.* Vol. II : *Cambial growth, Root growth and reproductive growth.* Academic Press, New York, London.

KRAMER, P. J. & KOZLOWSKI, T. T., 1979. — *Physiology of woody Plants.* Academic Press, New-York, San Francisco, Londres.

LARSON, P. R., 1982. — The concept of cambium. In BAAS, P. (ed), *New perspectives in wood anatomy* : 85-121, Martinus Nijhoff, W. Junk publishers, the Hague, Boston, London.

LAWTON, J. R. & LAWTON, J. R. S., 1971. — Seasonal variations in secondary phloem of some forest trees from Nigeria. *New Phytol.* 70 : 187-196.

LISON, L., 1960. — *Histochimie et Cytochimie Animales.* Vol. 1 et 2, Gauthiers-Villars, Paris.

MARIAUX, A., 1967. — Les cernes dans les bois tropicaux africains. Nature et périodicité. I. *Bois et Forêts des Tropiques* 113 : 3-14. II. *Bois et Forêts des Tropiques* 114 : 23-37.

MARIAUX, A., 1969. — La périodicité des cernes dans le bois de Limba. *Bois et Forêts des Tropiques* 128 : 39-53.

MARIAUX, A., 1981. — Past efforts in measuring age and annual growth in tropical trees. In BORMANN, F. H. & BERLYN, G. ; *Age and growth rate of tropical trees : new directions for research* : 20-31, New Haven, Yale University.

MARTIN, R., 1966. — *Observations sur la croissance rythmique chez les plants d'Hévéa non ramifiés.* Opuscule technique, Service Agronomique de l'Institut de Recherche sur le Caoutchouc en Afrique.

PHILIPSON, W. R., WARD, J. M. & BUTTERFIELD, B. G., 1971. — *The vascular cambium. Its development and activity.* CHAPMAN & HALL, London.

RAO, A. N., 1972. — Periodic changes in the cambial activity of Hevea brasiliensis. *J. Indian Bot. Soc.* 51 : 13-17.

ROGERS, S., 1981. — Seasonal variation in radial growth and phloem activity in Terminalia ivorensis A. Chev. *Ann. Bot.* 47 : 603-610.

SASS, J. E., 1958. — *Botanical microtechnique.* Iowa state University Press, Ames. Iowa.

SAVIDGE, R. A. & WAREING, P. F., 1981. — Plant growth regulators and the differenciation of vascular elements. In BARNETT, J. R. (ed.), *Xylem cell development* : 192-235, Castle House Publications.

SCARRONE, F., 1964. — Pouvoir inhibiteur des feuilles de grande taille chez le Manguier (Mangifera indica L.). *C. R. Acad. Sci.* 259 : 4342-4345.

SCARRONE, F., 1965. — Rôle respectif de rythmes endogènes et des facteurs climatiques dans la croissance du Manguier (Mangifera indica L.). *C. R. Acad. Sci.* 260 : 3469-3472.

SCARRONE, F., 1966. — Pouvoir de croissance des bourgeons et influences foliaires sur les pousses de Manguier (Mangifera indica L.) en repos végétatif. *C. R. Acad. Sci.* 261 : 2344-2346.

VOGEL, M., 1974. — Observation et recherche du déterminisme du rythme de croissance des parties aériennes et souterraines du cacaoyer (Theobroma cacao L. / Sterculiacées). Rôle des jeunes feuilles. *Comptes rendus du 99e Congrès Nat. des Sociétés savantes*, Besançon, 1974, Sciences, Fasc. 2 : 35-46.

VOGEL, M., 1975. — Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer. *Café, cacao, thé* 19 : 265-289.

ZIMMERMANN, M. H. & BROWN, C. L., 1971. — *Trees, structure and function*. Springer Verlag, New-York, Heidelberg, Berlin.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 155-160.

Une nouvelle espèce de *Neuracanthus* (*Acanthaceae*) du Kenya septentrional

J.-P. LEBRUN, A. L. STORK, S. NILSSON & J. WÜEST

Résumé : *Neuracanthus keniensis* Lebrun & Stork *sp. nov.* est décrit du Kenya septentrional. Il semble être proche du *N. argyrophyllus* Chiov., originaire de Somalie et d'Éthiopie et duquel il se distingue par les caractères suivants : feuilles lancéolées, bractées des inflorescences peu spinescentes et fleur plus grande. Toutes les jeunes parties de la plante sont vêtues d'un indumentum dense, soyeux et argenté, non glanduleux.

Summary : *Neuracanthus keniensis* Lebrun & Stork *sp. nov.* is described from northern Kenya. It seems to be close to *N. argyrophyllus* Chiov., which is known from Somalia and Ethiopia and from which it differs in the following characters : leaves lanceolate, bracts of the inflorescences ending in short spines, and bigger flowers. All young parts of the plant are covered with a dense, silky, whitish, non-glandular indumentum.

Jean-Pierre Lebrun, Institut d'Élevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux (I.E.M.V.T.), 10, rue Pierre Curie, 94704 Maisons Alfort Cedex, France.
Adélaïde L. Stork & Jean Wüest, Conservatoire et Jardin botanique de la Ville de Genève, Case postale 60, CH-1292 Chambesy, Suisse.
Siwert Nilsson, Palynological Laboratory, Swedish Museum of Natural History, S-10405 Stockholm, Suède.

D'avril à juin 1969, le Docteur-Vétérinaire Olivier BRÉMAUD fit une mission (BRÉMAUD, 1969) consacrée au troupeau camelin dans les districts septentrionaux du Kenya. Une collection botanique de 90 numéros fut rassemblée. Le numéro 17, d'abord provisoirement nommé « *Barleria sp.* » se révéla être, après étude approfondie, une espèce nouvelle du genre *Neuracanthus*. Nous la décrivons ci-dessous.

Neuracanthus keniensis Lebrun & Stork, *sp. nov.*

Suffrutex caespitosus, ± 50 cm altus, ramis arcuatis puberulis, ramulis erectis argenteo-sericeis. Folia opposita lanceolata, juniora niveo-tomentosa, matura subtus cinerea supra flavo-virentia glabrescentia, basi sensim in petiolum longe attenuata, cum petiolo (ca. 1,5 cm longo) ca. 5 cm longa, ca. 1 cm lata ; laminae margine crenulato-repandae, cum costa et nervis utrinque 5 subtus prominulis supra leviter impressis. Ramuli floriferi axillares, 1-1,5 cm longi ; spicae densae persistentes ca. 1 cm diametro, juniores albo-pubescentes ; in axillis bractearum basalium spinae 3 ramosae erectae ca. 1 cm longae, lanatae, tum glabratae, spicam involventes. Flores 1-2 ; bracteae ovatae vel lanceolatae, lanatae, apice attenuatae et in spinam brevem productae. Calyx infra lanatus, supra tomentosus ; sepalum posticum ovato-lanceolatum 3-nerve ca. 8 mm longum, apice in dentes breves 2 laterales et spinam centralem prolongatum ; sepalum anticum ovatum 2-nerve 5 mm longum, apice breviter bispinulosum.

Corolla ± coerulea calyce leviter longior, tota ca. 1 cm longa, tubo angusto cylindraceo 4 mm longo, limbo infundibuliformi longitudinaliter plicato, extus indumento secus 4-5 lineas quadrinerves munito, intus puberulo. Stamina 4 filamentis glabris, 2 majora antheris bilocularibus fertilibus, 2 minora theca fertili unica, secunda deficiens. Ovarium 1 mm longum glabrum leviter compressum ; stylus filiformis 2 mm longus.

Species N. argyrophyllo *affinis. Habitat in Kenia septentrionali.*

TYPUS : *Brémaud 17*, Kenya, piste Sololo-Marsabit, 53 miles (Dille Galula = Dida Galgalla ?), ca. 38°15′ E × 3°05′ N, plaine de lave, blocs, pâturages à chameaux, 28.5.1969 (holo-, ALF ; iso-, K).

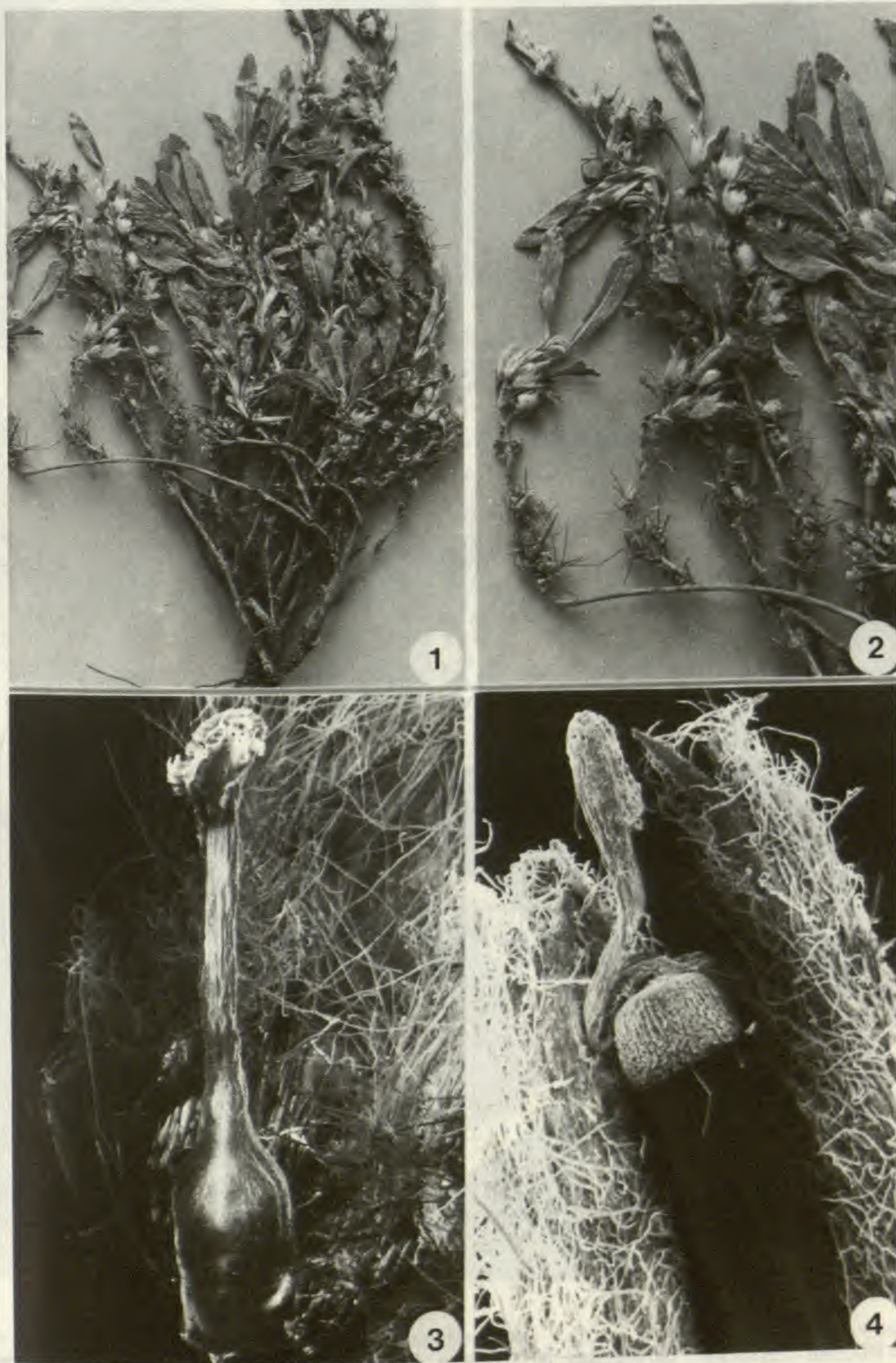
Arbrisseau touffu, atteignant 50 cm de hauteur (Pl. 1) ; rameaux arqués pubescents, portant des ramilles dressées, soyeuses-argentées. Feuilles opposées, lancéolées, 5 cm de longueur (y compris le pétiole qui mesure environ 1,5 cm) sur 1 cm de largeur, à limbe décurrent ; à l'état jeune vêtues d'un duvet soyeux-argenté, à l'état adulte la face inférieure devenant grisâtre, la face supérieure vert jaunâtre et glabrescente ; limbe à bords légèrement crénelés-ondulés et à nervure centrale et latérales (5 paires) saillantes en dessous. Ramilles florifères axillaires, 1-1,5 cm de longueur, se terminant par une inflorescence en forme de cône qui mesure environ 1 cm de diamètre et qui est entourée de 3 épines ramifiées et poilues, nées à l'aisselle des bractées inférieures (Pl. 2). Fleurs 1 à 2. Bractées ovales ou lancéolées, vêtues de longs poils laineux et terminées en courte épine. Calice poilu, laineux à l'extérieur, à l'intérieur muni de poils raides ; sépale postérieur ovale-lancéolé, mesurant environ 8 mm de longueur et portant 3 grandes nervures qui se terminent en épine, formant ainsi deux petites dents latérales et une centrale plus longue ; sépale antérieur plus court, à deux grandes nervures parallèles et à pointe bidentée. Corolle ± bleue, de 1 cm de longueur, sortant du cône à l'anthèse ; tube étroit, long d'environ 4 mm, s'élargissant en entonnoir plié longitudinalement et muni à l'extérieur de 5 lignes longitudinales pubescentes (dont deux très rapprochées l'une de l'autre) à 4 nervures ; de petits poils épars se trouvent à la gorge de la fleur. 4 étamines à filet court, glabre ; les deux grandes composées de deux loges polliniques fertiles, les deux petites d'une seule loge fertile, l'autre stérile. Ovaire long de 1 mm, glabre, légèrement aplati ; style filiforme, mesurant 2 mm de longueur.

Toutes les parties jeunes de la plante sont vêtues d'un indumentum dense, blanc et soyeux, non glanduleux.

Pollens 3-colporés, à symétrie radiaire, isopolaires, bréviaxes à légèrement longiaxes, (55-) 60 (-63) × (54-) 57 (-63) μm, ronds-triangulaires à triangulaires en vue polaire. Diamètre d'apocolpium env. 32 μm. Colpi assez courts (env. 25 μm) et étroits. Endoaperture en général allongée (env. 3 × 4 μm). — Pl. 3.

Épaisseur de l'exine 3 μm au centre du mésocolpium, 4 μm aux bords du colpus. Sexine trois fois plus épaisse que la nexine au bord du colpus, comme au centre mésocolpial, où il y a une faible dépression irrégulière. Tectum lisse et continu, pourvu de nombreuses perforations. Columelles denses, trapues, de section circulaire. Épaisseur de la nexine irrégulière, plus importante entre le bord du colpus et le centre mésocolpial.

Les pollens de *Neuracanthus argyrophyllus* sont en moyenne un peu plus petits que ceux de *N. keniensis*, (42-) 45 (-50) × (41-) 46 (-52) μm. La membrane du colpus porte souvent de nombreux granules, comme chez *N. keniensis*.

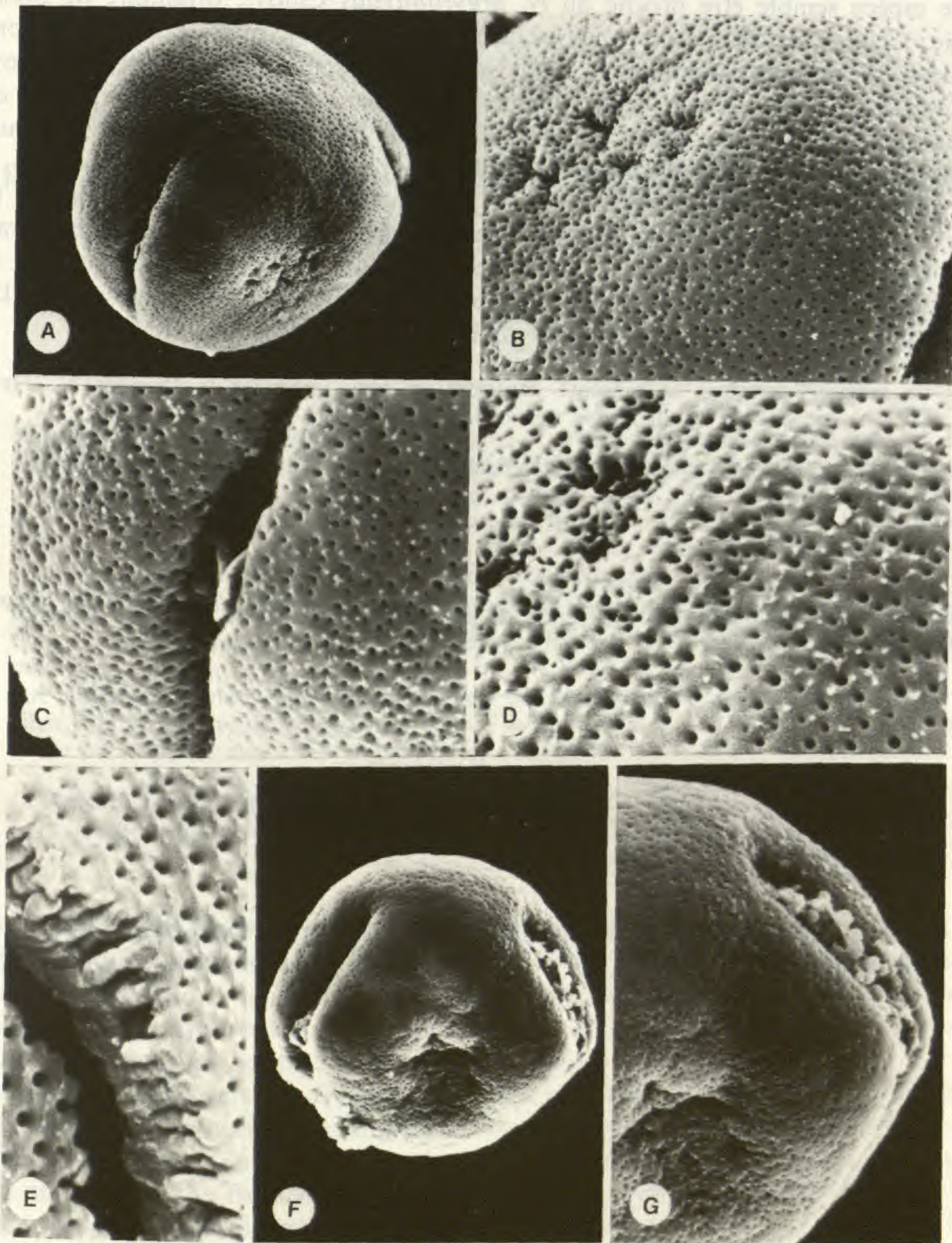


Pl. 1. — **Neuracanthus keniensis** Lebrun & Stork : **1**, **2**, plante entière et détail de quelques rameaux du spécimen-type ; **3**, pistil × 20 ; **4**, partie supérieure d'un jeune fruit entouré de bractées et de sépales × 20. (*Brémaud 17*, holotype, ALF). — 1, 2, photos J. Jérémie ; 3, 4, photos au microscope électronique à balayage, Genève.



Pl. 2. — **Neuracanthus keniensis** Lebrun & Stork : **A**, partie d'une inflorescence ; **B**, fleur avec sépales et corolle ; **C**, partie de la corolle montrant des zones pubescentes ; **D**, détail du tube floral avec le pistil et deux des étamines ; **E**, bractée florifère. (*Brémaud 17*, ALF).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : KENYA : *Brémaud 17* (type) ; *Powys 325*, Isiolo District, Barchuma, 1°12′ N × 38°3′ E, alt. 450 m (rainfall ca. 300 mm), subdesert, fl., 27.12.1976 (K) ; *H. van Swinderen 100*, Isiolo District, Barchuma, 1°24′ N × 38°12′ E, alt. 400 m, colluvial fan, *Acacia reficiens — Aristida* bushed grassland, perennial weed with runners and blue flowers, prickly fruits, fl., 13.2.1970 (K) ; *H. van Swinderen 114*, Isiolo District, Hadado, 1°39′ N × 39°16′ E, alt. 250 m, red sandy ridge, *Acacia mellifera — Chrysopogon* bushed grassland, fl., fr., 18.2.1970 (K).



Pl. 3. — Pollen observé en MeB. **A-E, Neuracanthus keniensis** Lebrun & Stork : **A**, vue équatoriale un peu oblique, deux colpi et une dépression mésocolpiale × 1000 ; **B**, surface de l'exine perforée en région mésocolpiale avec faible dépression (à l'extrême droite une partie du colpus) × 2700 ; **C**, aperture (colpus et endoaperture) × 4300 ; **D**, détail de la surface de l'exine avec faible dépression × 5300 ; **E**, fragment d'exine colpiale montrant des columelles trapues et la nexine × *6000*. — **F, G, Neuracanthus argyrophyllus** Chiov. : **F**, vue équatoriale, deux colpi avec membranes granuleuses et faible dépression mésocolpiale × 1000 ; **G**, détail d'exine perforée avec dépression mésocolpiale et colpus avec membrane granuleuse à droite × 1800. (A-E, *Brémaud 17*, holotype, ALF ; F, G, *Bally & Melville 15367*, Somalia, G).

Cette espèce semble être proche du *N. argyrophyllus* Chiov., originaire de Somalie et d'Éthiopie. Celui-ci a des feuilles plus grandes et plus larges, mais le limbe ne porte que 3 (4) paires de nervures latérales. A l'état jeune elles sont blanc-argenté, non soyeuses, comme les autres parties jeunes de la plante. Ses inflorescences sont plus grandes, composées de nombreuses bractées, ovales, se terminant en longue pointe épineuse. Ses fleurs sont plus petites, renfermées dans les cônes à l'anthèse.

Par ailleurs, *N. keniensis* ressemble à *N. polyacanthus* (Lindau) C. B. Clarke, notamment par l'aspect de l'indumentum composé de longs poils et dans les caractères floraux, les inflorescences étant plus petites et les fleurs plus grandes. Cependant, les poils et surtout ceux des inflorescences sont glanduleux et les bractées inférieures sont spinescentes. Dans sa forme typique, *N. polyacanthus* porte des feuilles rhombiques et acuminées.

Nous ne saurions terminer la présente contribution sans remercier le Docteur H. Heine, du Muséum de Paris, qui a bien voulu revoir notre diagnose latine.

BIBLIOGRAPHIE

Brémaud, O., 1969. — *Notes on camel production in the northern districts of the Republic of Kenya*, 1 vol. miméogr., 119 p., ILCA, Addis-Ababa.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 161-166.

The pollination specialization of *Habenaria decaryana* H. Perr. (*Orchidaceae*) in Madagascar

L. A. Nilsson & L. Jonsson

Summary : Studies of *Habenaria decaryana* H. Perr. (*Orchidaceae*) in a primary forest on the Ankazobe tampoketsa, Central Madagascar, showed that the plant is phalaenophilous. The pollinaria attach to the ventral inner surface of the eyes of noctuid and perhaps also geometrid moths. Pollination is effected by moths after the pollinia have undergone a hygroscopic downward movement, which presents them in the correct position relative to the stigmatic lobes : a mechanism which promotes xenogamy.

Résumé : L'étude d'*Habenaria decaryana* H. Perr. (*Orchidaceae*) dans une forêt primaire du tampoketsa d'Ankazobe, Madagascar Centre, indique que la plante est phalénophile. Les pollinaires adhèrent à la surface ventrale interne des yeux des lépidoptères noctuidés et peut-être aussi géométridés. La pollinisation est effectuée par ces insectes après que les pollinies aient subi un mouvement hygroscopique de haut en bas les présentant dans une position adéquate par rapport aux lobes stigmatiques, mécanisme favorisant la xénogamie.

L. Anders Nilsson, Institute of Systematic Botany, P.O. Box 541, S-751 21 Uppsala, Sweden.
Lars Jonsson, Botanic Garden, Villavägen 8, S-752 36 Uppsala, Sweden.

The orchid genus *Habenaria* Willd. contains around 800 terrestrial species and is present below 4,000 m throughout the tropics (Renz, 1980). There is little information on the pollination specializations in *Habenaria*. Floral features suggest that the sphingophilous and phalaenophilous syndromes predominate (cf. Dressler, 1981). The only record of a pollinating insect is from South Africa ; the hawk-moth *Hippotion celerio* (L.) is reported to have visited the flowers of *Habenaria epipactidea* Rchb. f. (*H. polyphylla* Kraenzl.) (Vogel, 1954). During nectar-drinking the hawk-moth supported itself by the front legs on the flowers and thereby touched against the viscidia on the two rostellar projections. The pollinaria attached to the front tarsi, from which pollen could be transferred to the stigmatic projections of flowers visited later. Vogel (1954) suggested for *H. falcicornis* (Lindl.) H. Bolus var. *caffra* (Schltr.) Renz & Schelpe (*H. tetrapetala* Kraenzl.) that the extremely extended rostellar projections interact in sternotribic pollination by hawk-moths.

Habenaria decaryana H. Perr. is a robust, about one meter high Malagasy endemic. It occurs in moist habitats along watercourses in the remaining patches of primary forest on the Central Plateau of Madagascar. During the period 13-30 November 1983 we had the opportunity to study the pollination specialization of this plant in the Ambohitantely forest, 25 km NW of Ankazobe on the Ankazobe tampoketsa.

OBSERVATIONS

Floral morphology

The 40-60 cm long, lax inflorescence bears 50-100 greenish white flowers which are 11-15 mm across (Pl. 1, *a*). The flower-lip is profoundly tripartite. Its central lobe curves evenly backwards while the filamentous lateral extend basally, and form two upcurved " arms " (Pl. 1, *b-d*). The 13-20 mm long spur is subparallel with the ovary, distinctly dilated at about the middle, and filled with nectar to approximately one third of its length (Pl. 1, *b*). The rostellar projections are relatively short (Pl. 1, *d*), only about 0.6 mm, and support two moderately long-caudicled pollinia (Pl. 2, *a*). The caudicles of the pollinia are ca. 1.2 mm long. The viscidia are positioned at the apices of the rostellar projections and are small (about 0.3 mm in diameter), and lack differentiated discs (Pl. 2, *b*). The distance between the viscidia is ca. 1.3 mm. Each viscidium membrane contains a hygroscopic sticky mass of cells which has the capacity both to attach the pollinarium onto an object that has ruptured the membrane, and to rotate the pollinium downwards as the viscidia desiccate into a firm brownish structure when withdrawn from the flower. The stigma extends along both sides of the spur-mouth, with its two lobes protruding ventrally (Pl. 1, *c, d*). The flowers emit a distinct sweet scent after dusk.

Pollination

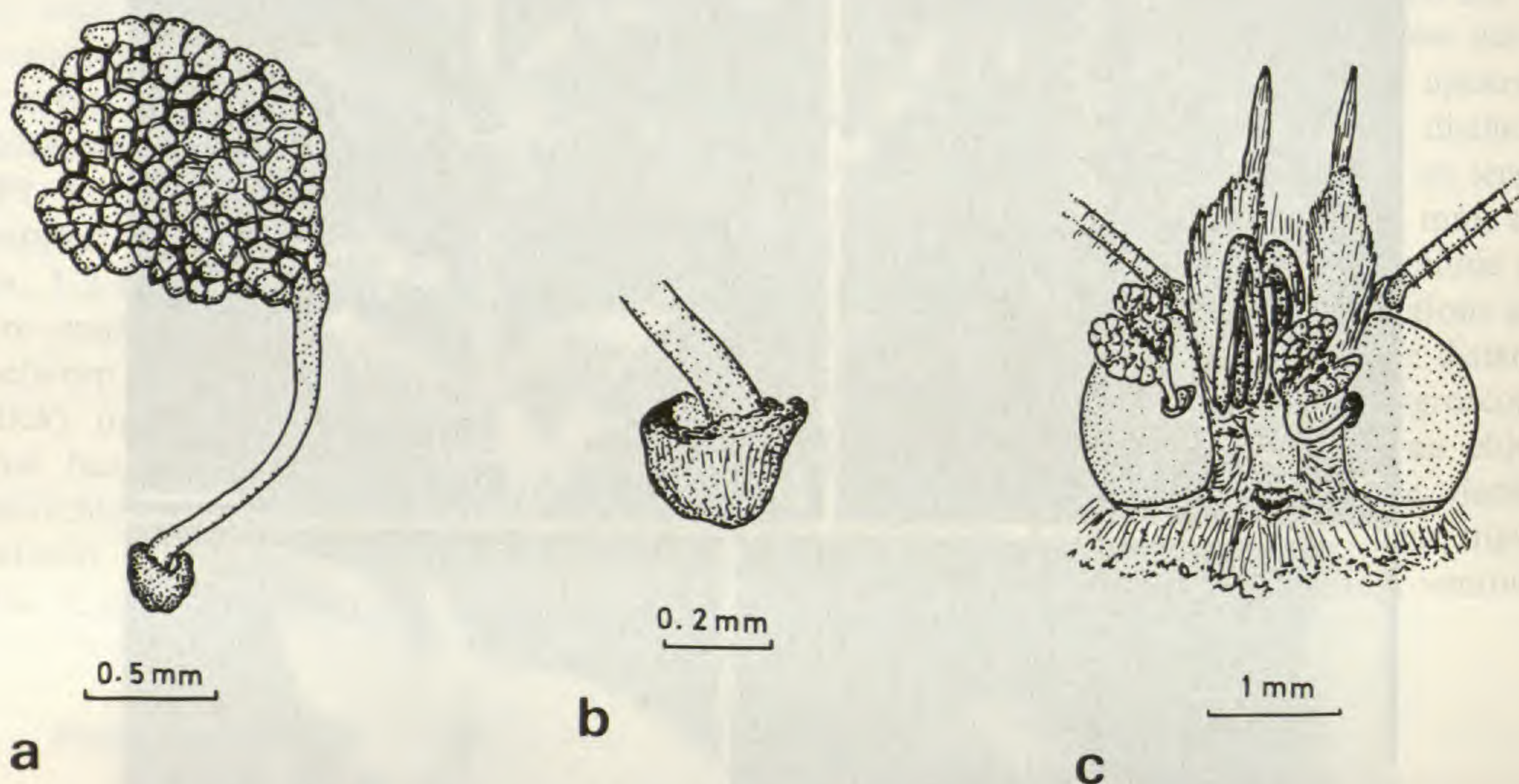
No flower-visitors were observed on *H. decaryana* but we succeeded in capturing a pollen vector, *Remigiodes remigina* (Mab.) ♂ (*Noctuidae, Catocalinae*) by means of a light-trap placed at the border of the forest about 30 m from the nearest flowering individual. The pollinaria were transported on the eyes of the moth (Pl. 1, *e*). The viscidia were affixed to the ventral surface close to the eye-margins and at a distance of 1.3 mm from each other (Pl. 2, *c*). The width of the head across the eyes and the distance between the ventral eye-margins in *R. remigina* were 3.1 and 1.0 mm, respectively. The length of the proboscis was 12.0 mm, thus distinctly shorter than the spur-length of the orchid.

Comparison between the floral morphology of *H. decaryana* and the pollen vector *R. remigina* suggests the following mechanism for the removal of pollinaria and subsequent pollination. The moths alight and insert their probosces while sitting head-up on the flowers. They presumably gain support by the lateral " arms " of the labellum. In draining the nectar, the moths are stimulated to force the entire length of their probosces into the spur due to the spur with the distally-located nectar being longer than the probosces. As the moths press their heads against the column the surface membrane of the viscidia ruptures. Viscid matter cements the pollinaria onto the touching surface of the moths which, due to the position of the viscidia on the column in relation to the moths' heads, will normally be the ventral inner surface of the eyes. When the moths withdraw, the pollinia are extracted from the anther pockets and, at this stage, project forwards from the



Pl. 1. — **Habenaria decaryana** in Ambohitantely forest, Central Madagascar : **a**, flowering stalks ; old infrutescence to the right ; **b**, part of inflorescence ; scale : 1 cm ; **c**, flower in front view ; scale : 1 mm ; **d**, flower in lateral view (1, stigmatic projections ; 2, rostellar projections) ; scale : 1 mm ; **e**, the moth *Remigiodes remigina* (Mab.) ♂ (*Noctuidae, Catocalinae*) with one pollinarium attached to each eye ; scale : 1 mm.

eyes. After a minute or so, hygroscopic action rotates the pollinia so that they point downwards (cf. Pl. 1, *e*) into a position in which they will strike the stigma lobes in the flowers that are subsequently visited by the moths. Naturally pollinated stigmas that were examined had large numbers of massulae deposited distally on the ventrally projecting lobes. However, several incompletely extracted pollinaria with viscidia exhibiting numerous scales and hairs detached from the heads of visiting moths were also observed, suggesting that the floral mechanism sometimes fails.



Pl. 2. — Pollinaria of **Habenaria decaryana** and their attachment on moths : **a**, pollinarium ; **b**, viscidium and part of caudicle ; **c**, head of *Remigiodes remigina* ♂ with two pollinaria attached ; strictly ventral view.

DISCUSSION

The pollination specialization in *H. decaryana* reconciles rather closely with that found in species of *Platanthera* L. C. Rich. which exhibit viscidia more or less far apart on the column and which affix their pollinaria onto the eyes of moths, e.g. the Eurasian *P. chlorantha* (Cust.) Rchb. (Darwin, 1862 ; Nilsson, 1978). In the genus *Platanthera* such specialization seems to exist in about half the number of species (*vide* Nilsson, 1981). Most probably the " eye-specialization " is also frequent in *Habenaria* since the number of species is great and sphingophily and phalaenophily certainly prevail. This prediction is strongly supported by the fact that moths are singularly hairy and scaly insects with few alternative surfaces for efficient attachment of viscidia (cf. Nilsson, 1983).

The great diversity of the rostellar and stigmatic projections that occur in *Habenaria* (cf. Williamson, 1977 ; Stewart et al., 1982) reflects most probably adaptations which maximize components in male and female fitness, i.e. (in the male) : deposition of pollina-

ria on the vector and of pollen on conspecific stigmas, and (in the female) capture of massulae by the stigma. In many species these projections are long, suggesting that several ventral structures on moths are exploited for pollen transport (cf. VOGEL, 1954). In *H. decaryana* the pollinaria are also deposited ventrally on the vector. In contrast, ventral pollination by moths is not known to occur in the genus *Platanthera*, except via the proboscis (INOUE, 1983).

The length relationship between the spur in *H. decaryana* and the shorter proboscis of a pollen vector such as *R. remigina* promotes efficient contact between visitor and floral sexual organs. Similar morphological relationships are also involved in other orchids, for example *Platanthera spp.* (NILSSON, 1978, 1983 ; INOUE, 1983), and also long-spurred angraecoid orchids such as *Angraecum arachnites* Schltr. which grows in the same forest as *H. decaryana* (NILSSON et al., 1985), and *A. sesquipedale* Thou. (NILSSON et al., unpubl.). The " long spur — short proboscis " specialization seems to be a widely adopted principle in moth — orchid relationships and probably has a simple evolutionary explanation : plant individuals with shorter spurs than the proboscis of visiting moths are at a selective disadvantage since their columns suffer from reduced visitor contact (cf. NILSSON, 1983). At the same time the evolution of spur-length may be associated with the evolution of proboscis length of moths in a process of diffuse coevolution (*sensu* JANZEN, 1980). Many African and Malagasy species of *Habenaria* have very long spurs indicative of sphingophily (cf. WILLIAMSON, 1977 ; PERRIER DE LA BÂTHIE, 1939). The relatively short spur in *H. decaryana* reflects that this plant is phalaenophilous and not sphingophilous, subject to stabilizing selection by noctuid and perhaps geometrid moths.

ACKNOWLEDGEMENTS : This work was supported financially by the Swedish Natural Science Research Council. The authors express their sincere gratitude to Prof. L. H. RAKOTOVAO, Head of Service de Botanique, Antananarivo, for her wholehearted support. Special thanks are due to Dr. P. VIETTE, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, for identifying the moth and to U.-B. SAHLSTRÖM for phototechnical work. The manuscript benefitted from comments by A. NILSSON, Dr. H. C. PRENTICE, and Dr. A. HUNDE.

REFERENCES

DARWIN, C., 1862. — *On various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects.* London, John MURRAY.

DRESSLER, R. L., 1981. — *The orchids, natural history and classification.* Cambridge, Massachusetts, Harvard Univ. Press.

INOUE, K., 1983. — Systematics of the genus Platanthera (Orchidaceae) in Japan and adjacent regions with special reference to pollination. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, Sect. 3, Bot. 13 : 285-374.

JANZEN, D. H., 1980. — When is it coevolution ? *Evolution* 34 : 611-612.

NILSSON, L. A., 1978. — Pollination ecology and adaptation in Platanthera chlorantha (Orchidaceae). *Bot. Notiser* 131 : 35-51.

NILSSON, L. A., 1981. — Pollination ecology and evolutionary processes in six species of orchids. *Abstr. Uppsala Diss. Fac. Sci.* 593 : 1-40.

NILSSON, L. A., 1983. — Processes of isolation and introgressive interplay between Platanthera bifolia (L.) Rich. and P. chlorantha (Custer) Reichb. (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 87 : 325-350.

NILSSON, L. A., JONSSON, L., RASON, L., & RANDRIANJOHANY, E., 1985. — Monophily and pollination mechanisms in Angraecum arachnites Schltr. (Orchidaceae) in a guild of long-tongued hawk-moths (Sphingidae) in Madagascar. *J. Linn. Soc., Biol.* 25 (in press).

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1939. — Orchidées I. *Flore de Madagascar* 49 : 1-477.

RENZ, J., 1980. — Probleme der Orchideengattung Habenaria. *Die Orchidee* 31 : 64-71.

STEWART, J., LINDER, H. P., SCHELPE, E. A. & HALL, A. V., 1982. — *Wild orchids of Southern Africa*. Johannesburg, MACMILLAN Ltd.

VOGEL, S., 1954. — Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung. *Botanische Studien* 1 : 1-338.

WILLIAMSON, G., 1977. — *The orchids of South Central Africa*. London, J. M. DENT & Sons Ltd.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 2 : 167-176.

Contribution à la morphologie comparée du gynécée des *Annonaceae-Monodoroideae*

T. Deroin

Résumé : La syncarpie des *Annonaceae-Monodoroideae* est démontrée par l'étude de la vascularisation du gynécée de la fleur épanouie des deux genres *Monodora* et *Isolona* qui présentent le même plan fondamental, avec de légères variations de détail.

Summary : Syncarpy in *Annonaceae-Monodoroideae* is revealed by the study of gynaeceum vascularization in open flowers of the two genera *Monodora* and *Isolona* which have the same basic organization with slight variations.

Thierry Deroin, Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., 16, rue Buffon, 75005 Paris.

Monodora est le genre type de la sous-famille des *Monodoroideae* que Dunal (1817) a créée pour la distinguer de toutes les *Annonaceae* à carpelles séparés ; il en interprétait le gynécée comme syncarpe uniloculaire. Toutefois, à cette époque, il souhaitait déjà que cette observation puisse être vérifiée. En 1869, Baillon dans son « Histoire des Plantes » donne le premier diagramme de la fleur de *Monodora*, auquel il rattache une nouvelle espèce de Madagascar dont Engler (1897) fera le type du genre *Isolona*. Il y décrit l'ovaire comme uniloculaire, à nombreux placentas pariétaux, les ovules « paraissant primitivement disposés sur chaque placenta suivant deux séries parallèles, et se tournant le dos ». Depuis, tous les systématiciens ont accepté cette interprétation, mais des études récentes sur le gynécée de *Monodora* ont abouti à des conclusions contradictoires sur l'origine de sa structure. Leins & Erbar (1979, 1982), après une étude essentiellement organogénique de l'espèce *M. crispata* Engl. & Diels, concluent à la monocarpellie du gynécée, tandis que Leinfellner (1969) et Guédès & Le Thomas (1981), dans une étude anatomique de *M. tenuifolia* Benth., *M. crispata* et *M. angolensis* Welw., appuient la théorie classique du gynécée syncarpe uniloculaire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES D'ÉTUDE

Les *Monodoroideae* comprennent seulement deux genres : *Monodora* Dunal et *Isolona* Engl. & Diels qui renferment chacun une quinzaine d'espèces, *Monodora* étant restreint au continent africain alors qu'*Isolona* est également présent à Madagascar. Dans cette étude, deux espèces ont été examinées : *M. brevipes* Benth. et *I. campanulata* Engl. & Diels.

Pour chaque espèce, sept fleurs ont été étudiées, conservées dans l'alcool et provenant d'une récolte effectuée en novembre 1982 par L. Aké Assi dans la forêt du Banco (Côte d'Ivoire, sans n°), à l'exception d'une fleur de *M. brevipes* recueillie par J. J. Bos au Liberia (*Bos 2306*, WAG).

Pour chaque espèce, trois fleurs ont été incluses dans la paraffine pour effectuer des coupes transversales de 15 μm d'épaisseur, qui ont été colorées, soit au carmin-vert d'iode selon la méthode de Brouland (1935, p. 10, 11), soit au trichrome : safranine-violet cristal-vert lumière (Gerlach, 1984), ce dernier donnant les meilleurs résultats. D'autre part, des coupes longitudinales ont été exécutées pour quatre fleurs et éclaircies par l'eau de Javel.

OBSERVATIONS

Dans les deux genres, le gynécée présente extérieurement le même aspect à quelques détails près. Il se compose d'une zone ovarienne tronconique chez *Monodora*, quasi cylindrique chez *Isolona*, enchâssée dans une dépression sommitale du réceptacle et surmontée, sans zone stylaire apparente, d'un large plateau stigmatique trilobé. En coupe transversale, la zone ovarienne est uniloculaire et porte de nombreux ovules sur sa face interne. Ceux-ci sont nettement réunis en paires d'ovules adossés superposés en rangées verticales (Pl. 1, *1*). Par le terme « adossés » on entend que les ovules d'une même paire dirigent leurs micropyles vers l'extérieur.

La paroi ovarienne montre en coupe deux types bien distincts de parenchyme : à l'extérieur, il est constitué de grandes cellules vacuolisées ; à l'intérieur, de petites cellules à contenu chromophile. C'est dans le parenchyme interne que se situe toute la vascularisation.

Les deux espèces étudiées montrent à la base du gynécée des vascularisations un peu différentes au premier abord, mais dans lesquelles on peut reconnaître quatre types de faisceaux fondamentaux que l'on peut répartir en deux systèmes :

— Un système vertical, parallèle aux rangées d'ovules, constitué de faisceaux M alternant avec elles et de faisceaux L (ou LS) toujours situés en regard de ces dernières (Pl. 1, *1B, 2B* ; Pl. 3, *1B*).

— Un système horizontal formé de faisceaux N se rendant aux ovules et de faisceaux A reliant les faisceaux M et L (Pl. 1, *1B*).

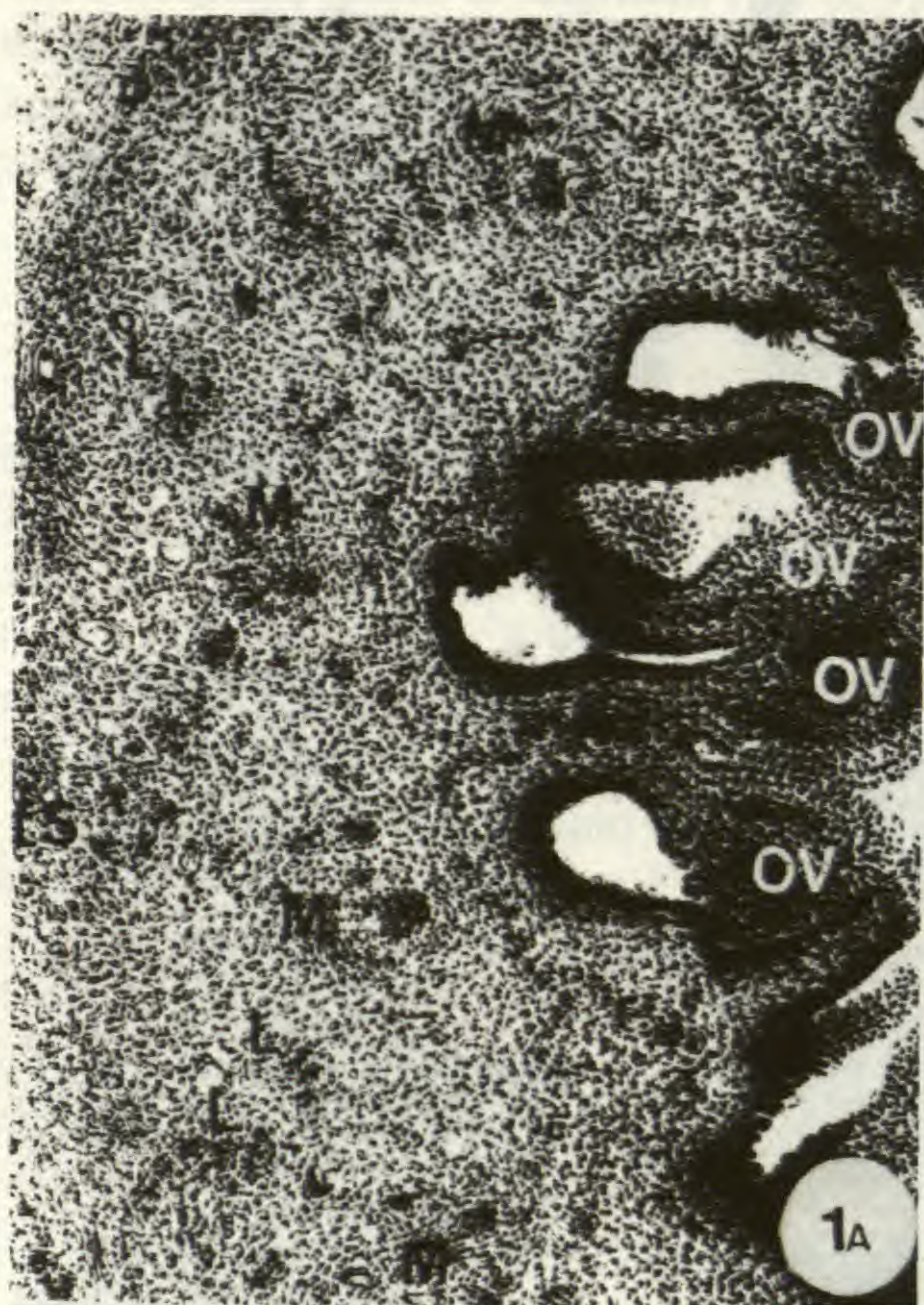
On note cependant de légères différences entre les deux gynécées :

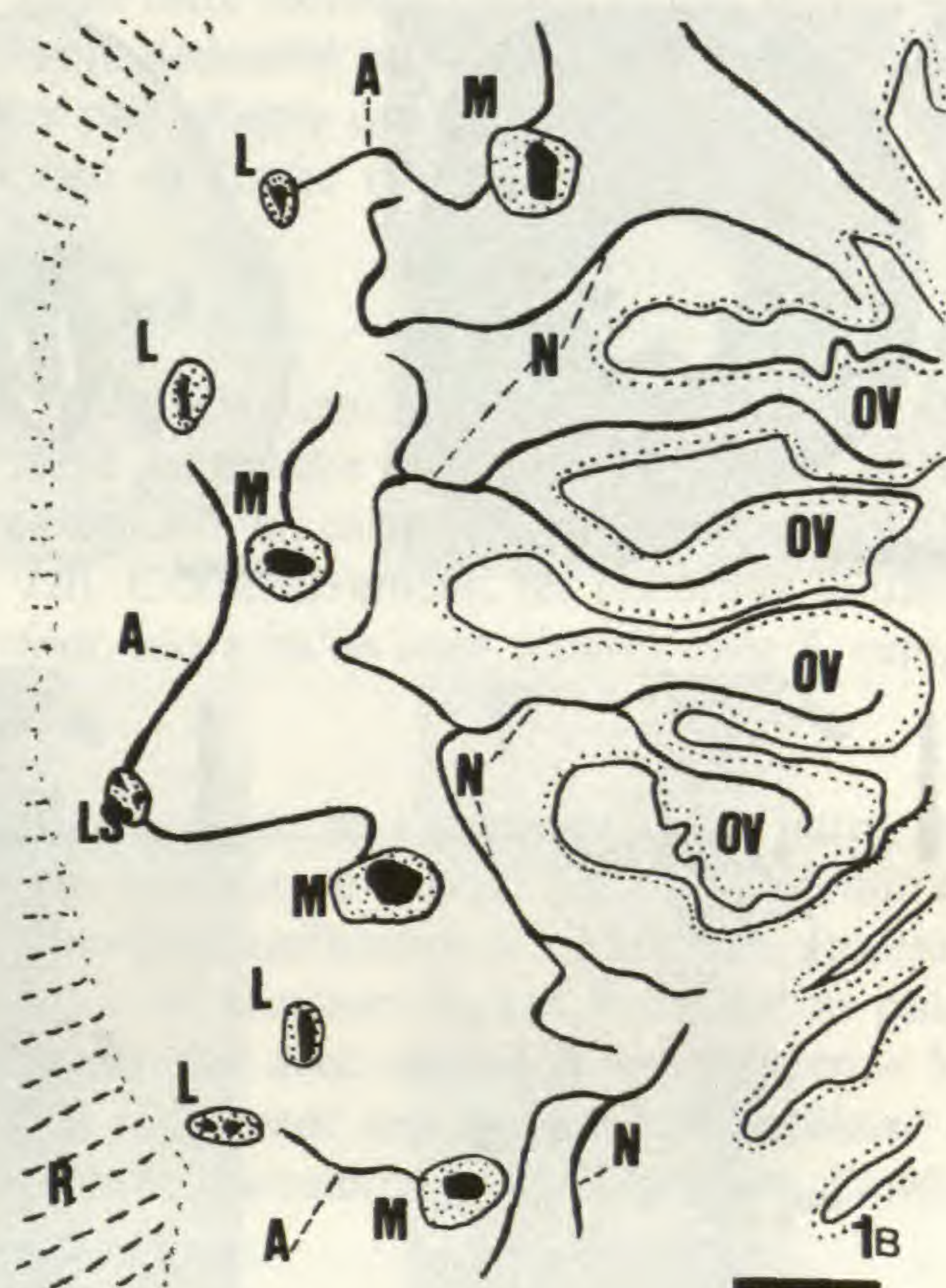
Structure et nombre des faisceaux M

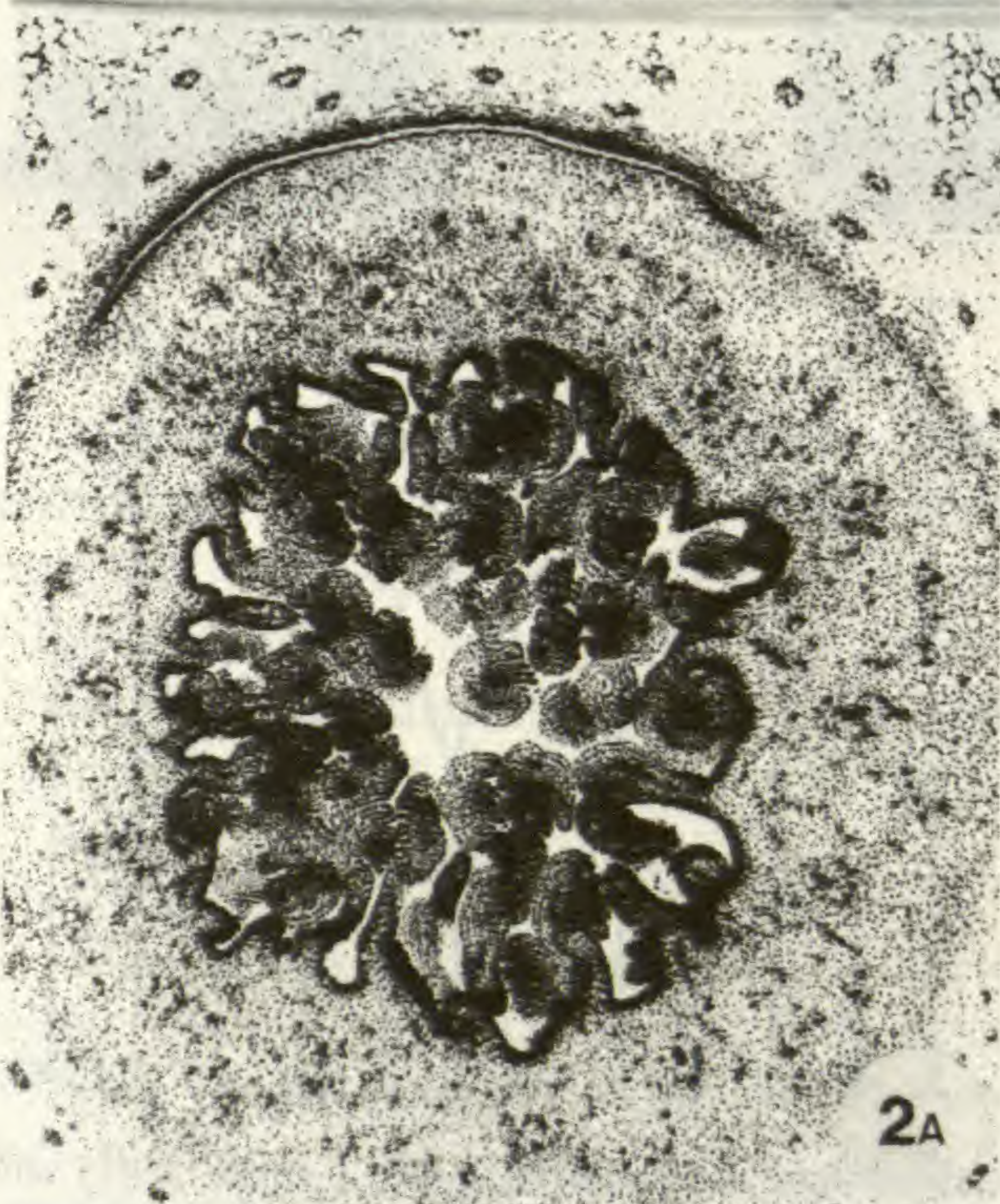
Chez *Monodora brevipes*, ces faisceaux sont amphicribraux, au nombre de 12 (une fleur) ou 14 (deux fleurs), alors que chez *Isolona campanulata*, ils ont une structure superposée classique et sont au nombre de 6.

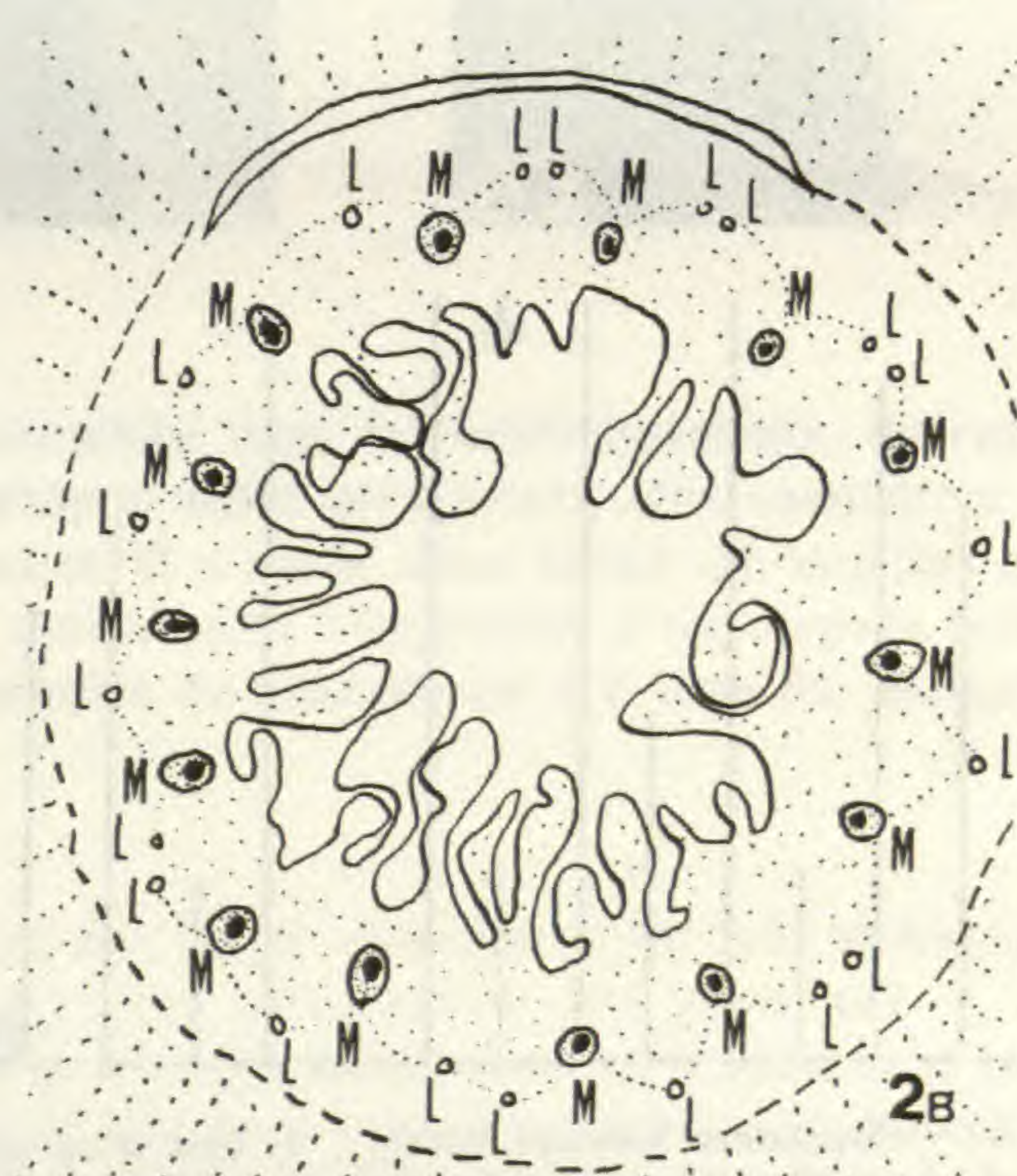
Étagement des faisceaux M et composition du stigmate

Les développées dessinées d'après les coupes sériées (Pl. 2, *5A, 5B* ; Pl. 3, *4*) montrent dans les deux espèces une répartition étagée des faisceaux M, due à leur inégale longueur. *I. campanulata* possède la vascularisation la plus simple, à deux étages alternes de faisceaux M, dont les trois plus longs irriguent le stigmate (Pl. 3, *2A, 2B*). *M. brevipes* possède au moins deux types d'organisation vasculaire selon le nombre de faisceaux M à la base de l'ovaire : une forme à 14 faisceaux (Pl. 2, *5A*) peut-être constituée de trois étages, et cinq faisceaux irriguant son stigmate (Pl. 2, *2*), construction très semblable à celle d'*I. campanulata* ; une autre forme à 12 faisceaux M, les trois étages étant plus visibles et quatre fais-

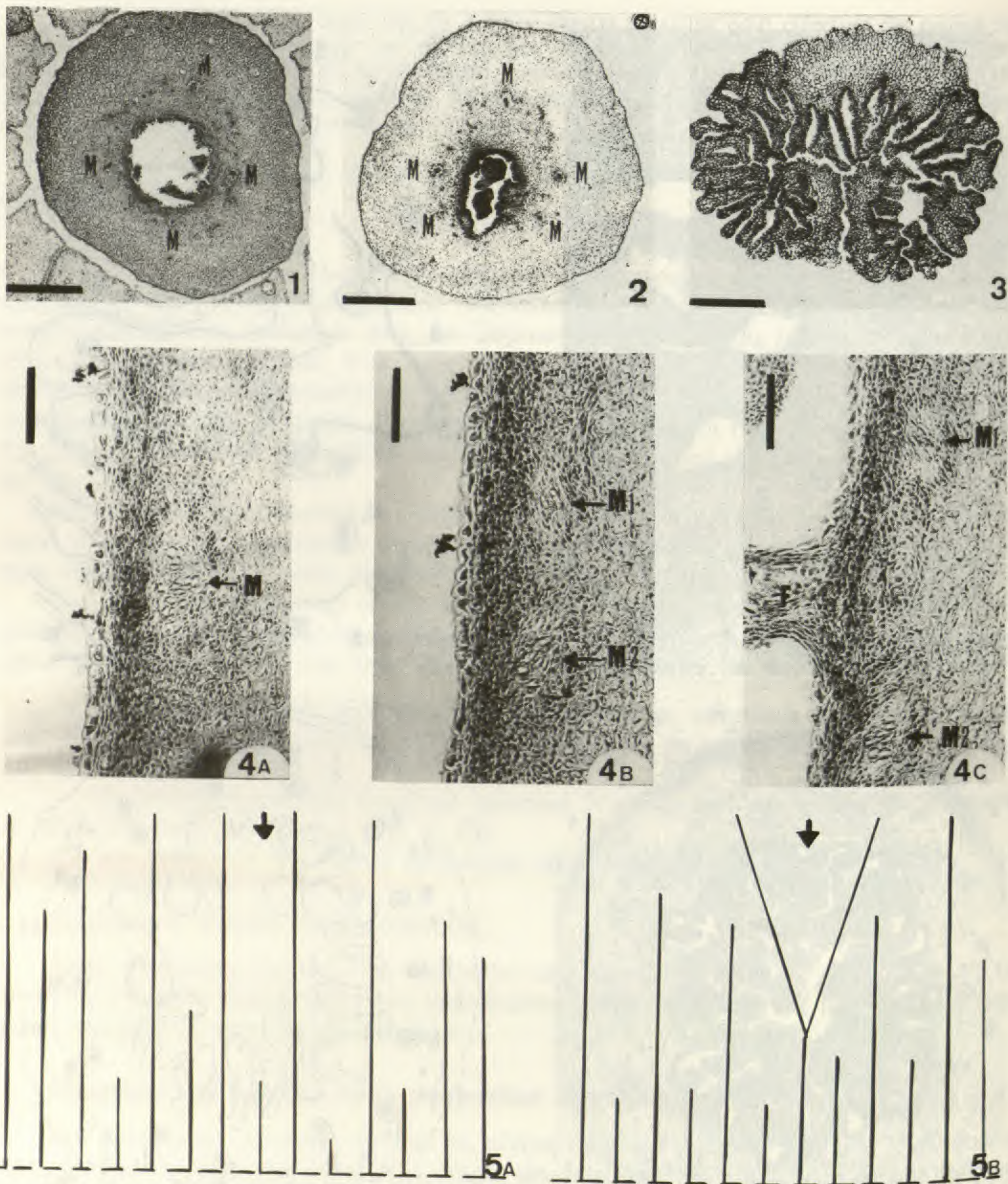








Pl. 1. — **Monodora brevipes** Benth. : **1**, détail de la vascularisation à la base de l'ovaire (échelle : 100 µm) ; **2**, vue d'ensemble de la base d'un gynécée à 14 carpelles (échelle : 275 µm). M, faisceau médian ; L, faisceau latéral ; LS, faisceaux latéraux soudés ; N, faisceau nourricier des ovules ; A, faisceau accessoire ; OV, ovule ; R, réceptacle. Coloration : safranine-violet cristal-vert lumière.



Pl. 2. — **Monodora brevipes** Benth. : **1**, base d'un plateau stigmatique à quatre carpelles (échelle : 475 μm) ; **2**, base d'un plateau stigmatique à cinq carpelles (échelle : 475 μm) ; **3**, plateau stigmatique (échelle : 475 μm) ; **4**, dédoublement apparent d'un faisceau médian dans la forme à 12 carpelles ; le médian simple M (4A) se divise plus haut en deux faisceaux M1 et M2 (4B) ; plus haut encore, une paire d'ovules adossés est reconstituée entre M1 et M2 (voir les funicules soudés F en 4C) ; échelle : 62 μm ; **5**, développées des faisceaux médians dans les formes à 14 (5A) et 12 carpelles (5B) ; la flèche signale la position de la suture stigmatique. Colorations : 1, 4, 5, carmin-vert d'iode selon BROULAND ; 2, 3, safranine-violet cristal-vert lumière.

ceaux irriguant alors le stigmate (Pl. 2, *1, 5B*). Dans cette seconde forme, le fait le plus intéressant est la présence d'un faisceau apparemment dédoublé en « Y » (Pl. 2, *4A, 4B*) en face de la suture stigmatique. On peut remarquer par ailleurs que les différences dans l'irrigation du plateau stigmatique ne modifient en rien sa forme (Pl. 2, *3*).

Position et nombre des faisceaux L

Chez *M. brevipes* ils sont disposés sur un cercle extérieur à celui formé par les faisceaux M ; le plus souvent simples (LS), ils peuvent apparaître par paire (L, L) (Pl. 1, *1B, 2B*). Par contre, chez *I. campanulata*, ils se disposent sur un cercle intérieur à celui des faisceaux M, et ils peuvent être absent (Pl. 3, *1A, 1B*). Corrélativement, les faisceaux ovulaires N sont souvent soudés à leur base chez *M. brevipes*, alors qu'ils sont séparés chez *I. campanulata*.

Les éclaircissements sont difficiles à interpréter à cause de l'épaisseur de la paroi ovarienne. Chez *I. campanulata*, l'abondance des amas scléreux ne permet pas de reconnaître le trajet des faisceaux. Les éclaircissements de *M. brevipes* confirment le nombre de faisceaux M à la base de l'ovaire (12 ou plus) et l'alternance de plusieurs étages, sans qu'on puisse dire alors s'il y en a deux ou trois. Ils ne présentent pas avec netteté le faisceau en « Y » reconnu dans une forme. Par contre, ils montrent clairement que le système vasculaire du gynécée est bien individualisé par rapport à l'ensemble vasculaire liant intimement l'androcée aux deux cycles de pétales.

INTERPRÉTATION

Nature des faisceaux M

Très visibles sur les coupes, et seuls discernables dans les éclaircissements, ils entretiennent avec les ovules des relations topographiques telles qu'*a priori*, elles permettent de penser qu'il s'agit de faisceaux médians carpellaires. Il y aurait donc autant de carpelles que de faisceaux M. Aucun élément ne permet de choisir entre l'hypothèse d'un carpelle bifide et celle de deux carpelles soudés dans l'interprétation du faisceau en « Y » de *M. brevipes.*

Nature des faisceaux L

Très réduits, ils sont toujours situés en face des paires d'ovules. Il est très intéressant d'observer que chez *M. brevipes* ils apparaissent eux aussi parfois par paires (Pl. 1, *1*). L'origine probablement double de ces faisceaux et leur alternance avec les faisceaux M supposés médians, confirment tout à fait la syncarpie des deux gynécées étudiés ; les faisceaux L ne peuvent être alors que les faisceaux latéraux des carpelles adjacents, le plus souvent fusionnés en synlatéraux (LS). Ainsi, *Monodora* et *Isolona* sont donc bien syncarpes, leurs gynécées résultant d'une fusion entre carpelles ouverts, et la placentation est pariétale.

Mode d'irrigation des ovules

Comme signalé précédemment, les ovules sont irrigués par des faisceaux N qui n'entretiennent que des rapports très lâches avec les faisceaux médians (Pl. 1, *1A, 1B*). Ils ne sont jamais irrigués directement par les faisceaux latéraux. Il existe donc en fait une double vascularisation : l'une regroupant les faisceaux de type N, qui peut être connectée de place en place avec les faisceaux médians ; l'autre, plus extérieure, regroupant les faisceaux médians, les latéraux et des faisceaux intermédiaires accessoires A. Chez *M. brevipes* où les latéraux sont très externes, les deux vascularisations sont relativement aisées à reconnaître. Par contre, chez *I. campanulata*, les faisceaux N et A se soudent (Pl. 3, *1A, 1B*).

Signification de l'étagement des faisceaux médians

Cet étagement, visualisé par les développées (Pl. 2, *5A, 5B* ; Pl. 3, *4*), paraît signifier que des carpelles de tailles différentes participent à l'élaboration du gynécée. On notera que seuls les plus grands possèdent un stigmate, et forment alors le plateau stigmatique. Celui-ci est ainsi formé par trois carpelles chez *I. campanulata* et par quatre ou cinq chez *M. brevipes.*

Les schémas de la planche 4 résument l'interprétation de l'ensemble du gynécée des deux genres.

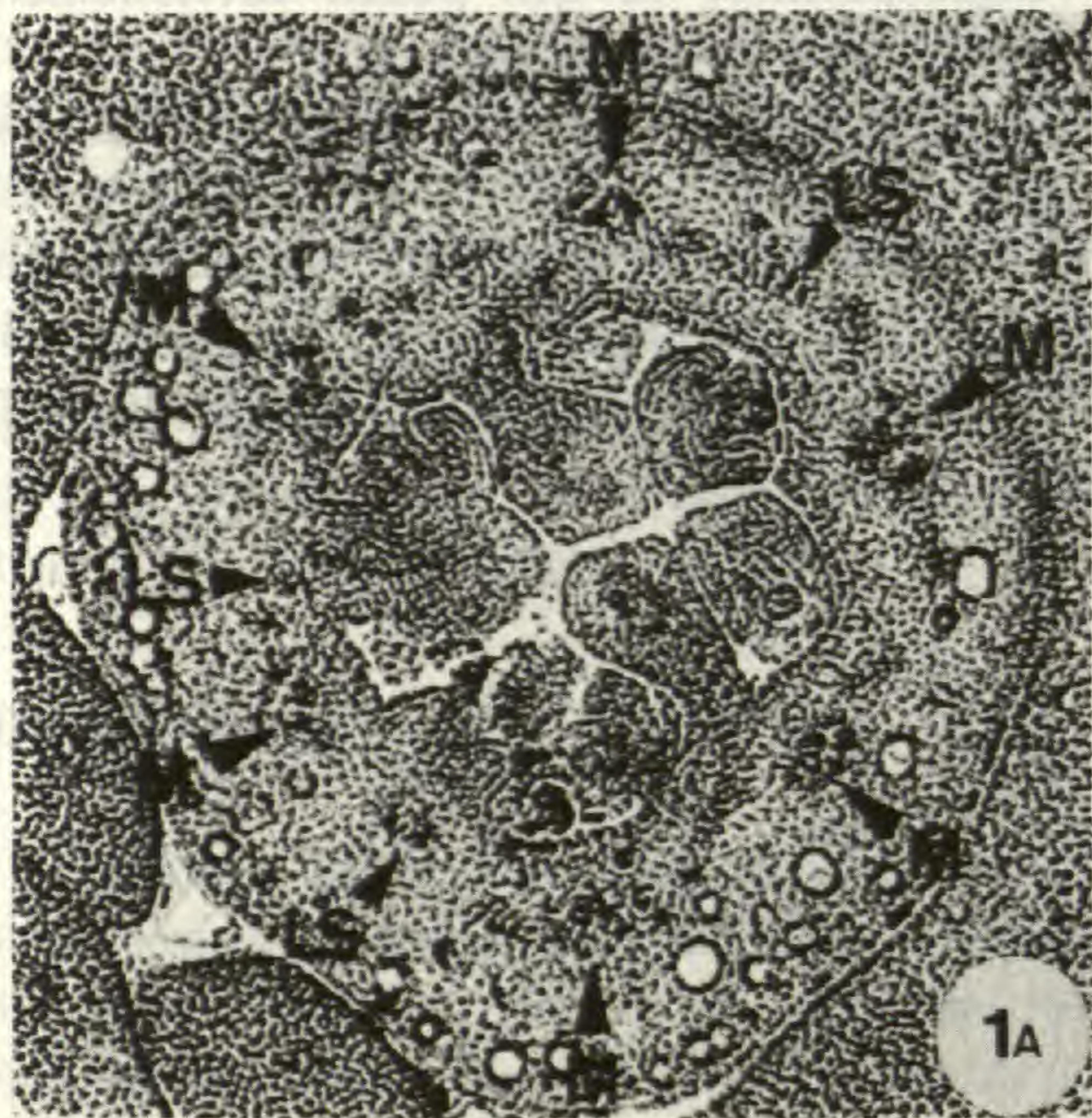
DISCUSSION

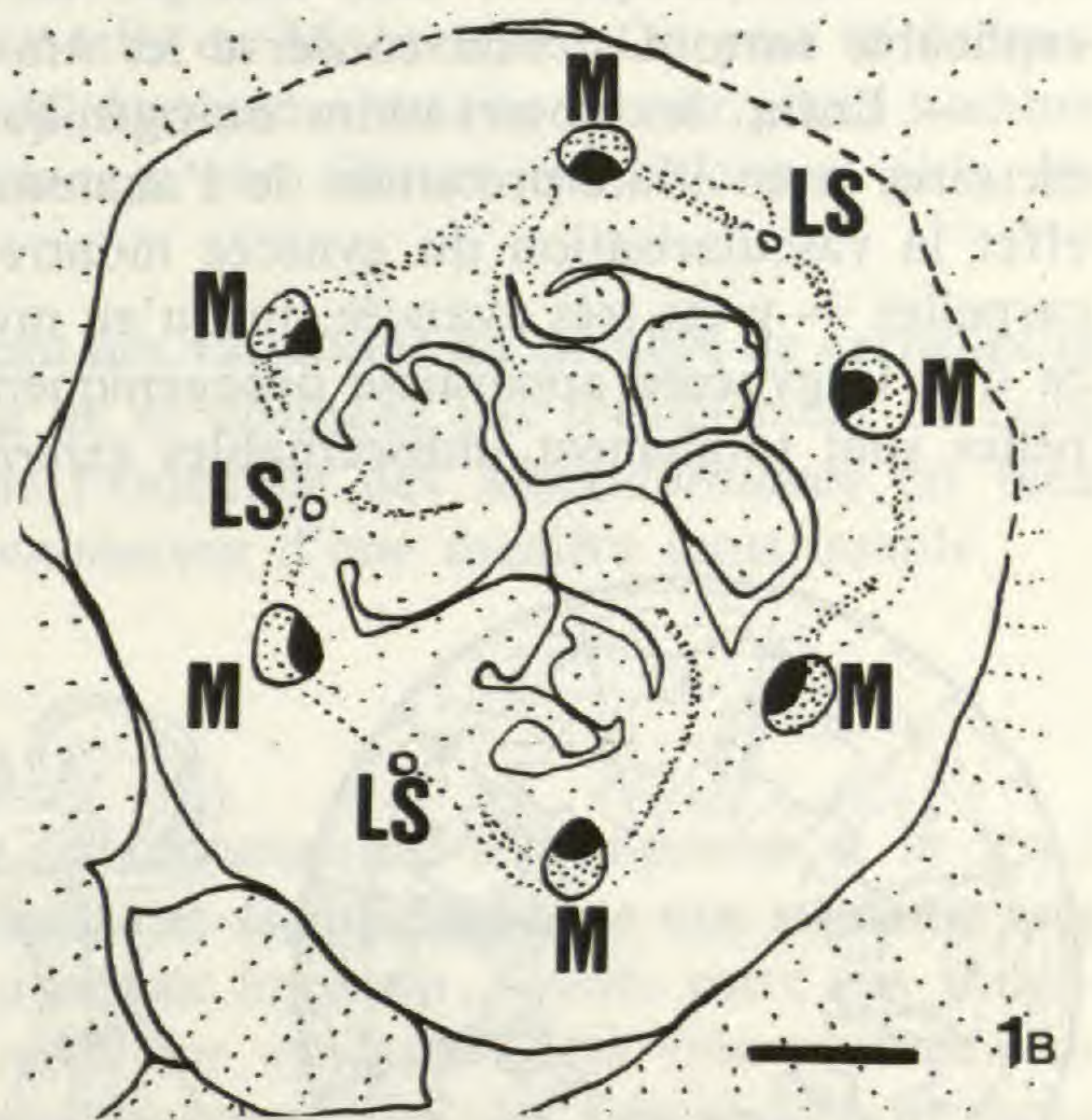
Les observations concordent pour l'essentiel avec celles déjà effectuées sur *Monodora* (Dunal, 1817 ; Baillon, 1869 ; Leinfellner, 1969 ; Le Thomas, 1969 ; Leins & Erbar, 1979, 1982 ; Guédès & Le Thomas, 1981). En revanche, l'interprétation diverge tout à fait de celle de Leins & Erbar qui, se fondant sur l'ontogenèse florale de *M. crispata* Engl. & Diels, observent notamment trois étapes du développement auxquelles ils attribuent une grande importance : 1) le développement du gynécée à partir d'un primordium unique situé au centre de la fleur ; 2) une inégale croissance en hauteur des diverses régions du primordium ; 3) la forme d'utricule que prend l'ensemble du gynécée, et dont l'ouverture s'étire en une fente étroite qui s'obture ultérieurement.

Ces faits sont incontestables, et bien visibles sur les nombreuses photos en M.E.B. publiées par Leins & Erbar. En revanche, l'interprétation du gynécée comme monocarpellé, en raison de son mode de développement comparable à celui d'un carpelle unique, ne paraît pas totalement satisfaisante :

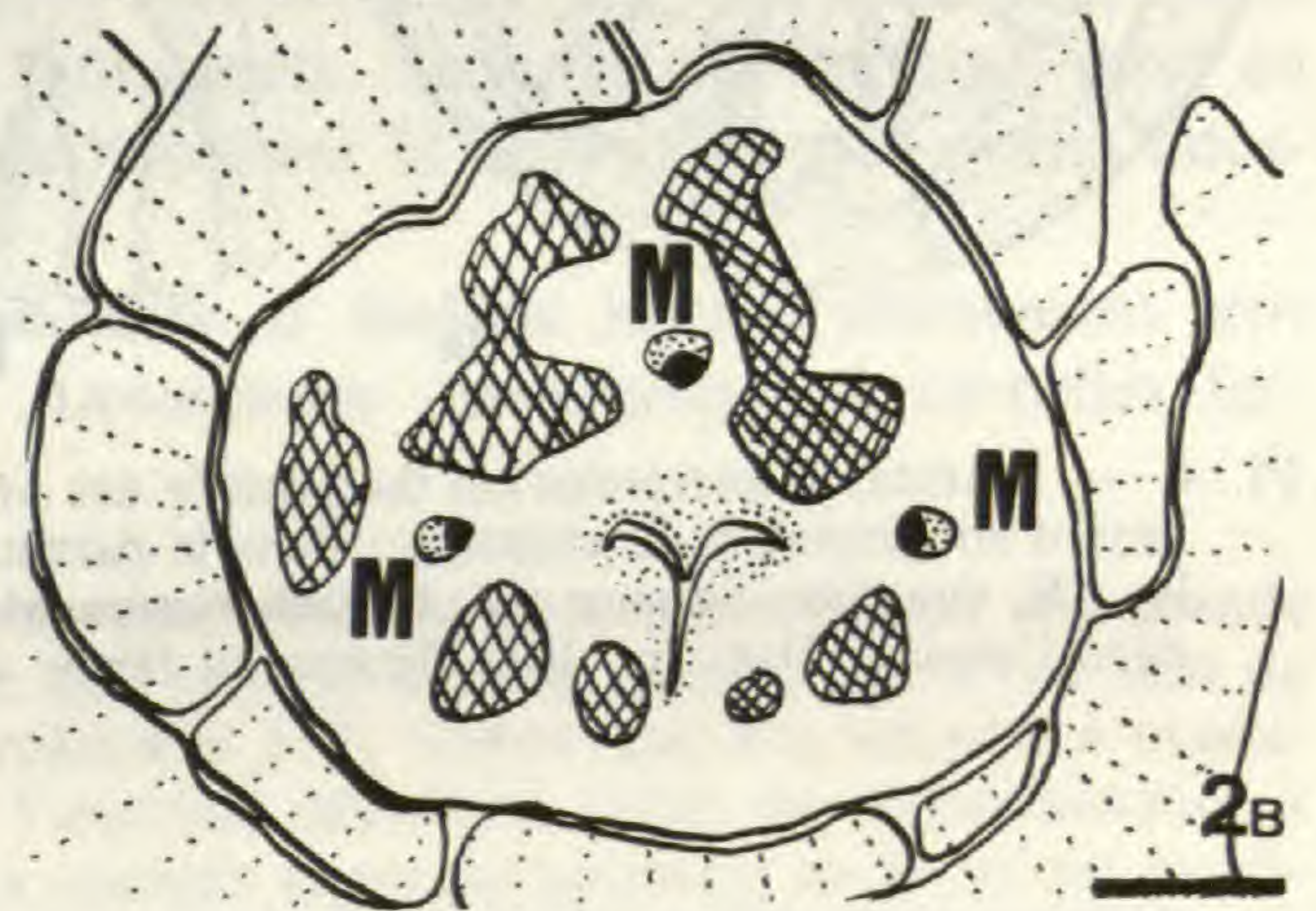
— Tel qu'il est observé par ces auteurs, le développement du gynécée de *Monodora crispata* évoque effectivement la formation d'un carpelle, mais il ne s'agit pas là d'une ontogenèse caractéristique puisque *Aucuba* et l'ensemble des *Compositae* — tous bicarpellés — présentent une morphogenèse florale très comparable (Payer, 1857).

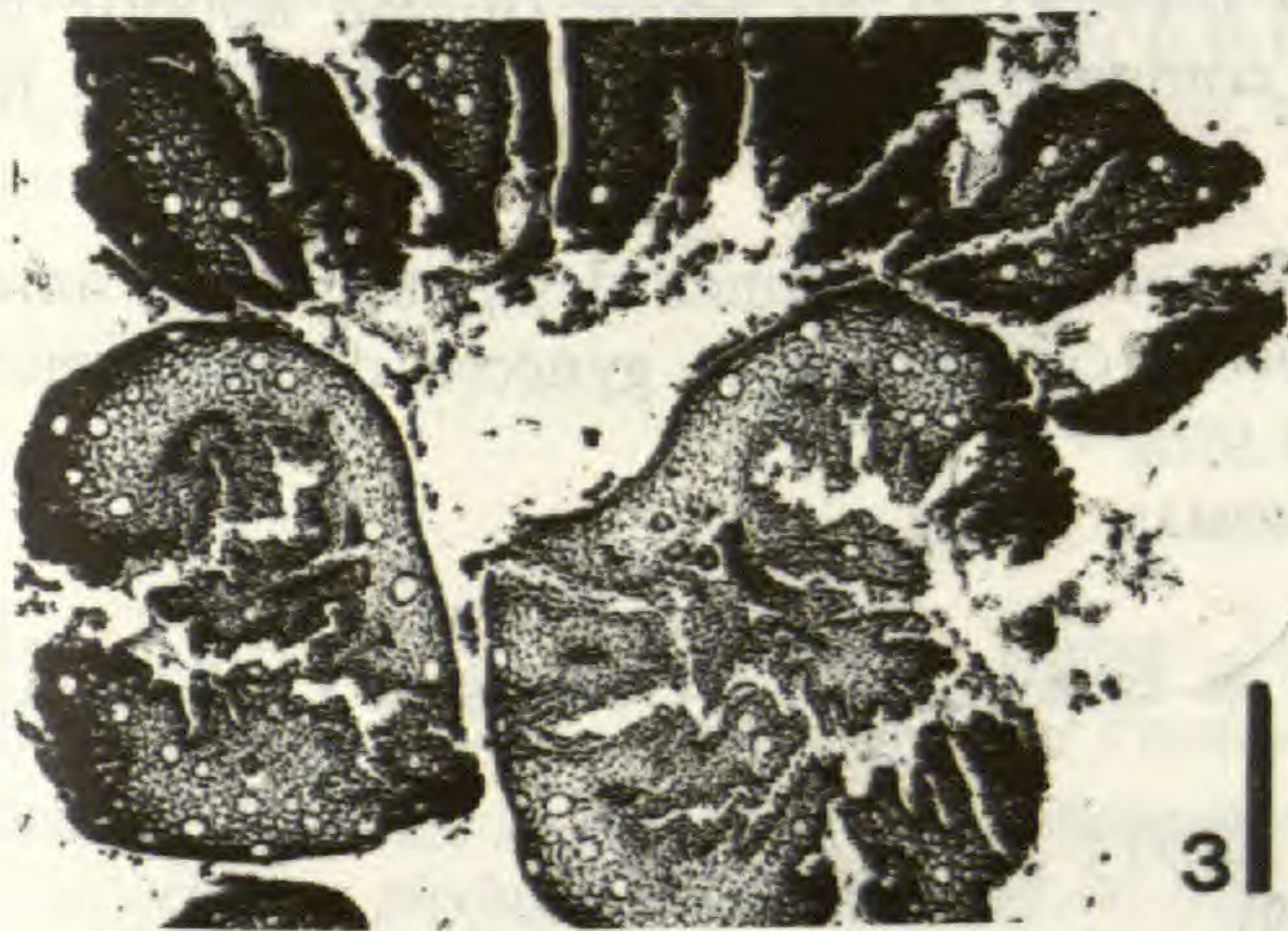
— D'autre part, en interprétant le gynécée comme unicarpellaire, ces auteurs sont contraints d'admettre une placentation *laminale* chez *Monodora*, bien que les ovules soient clairement disposés en doubles rangées le long de la paroi ovarienne. Ce type de placentation

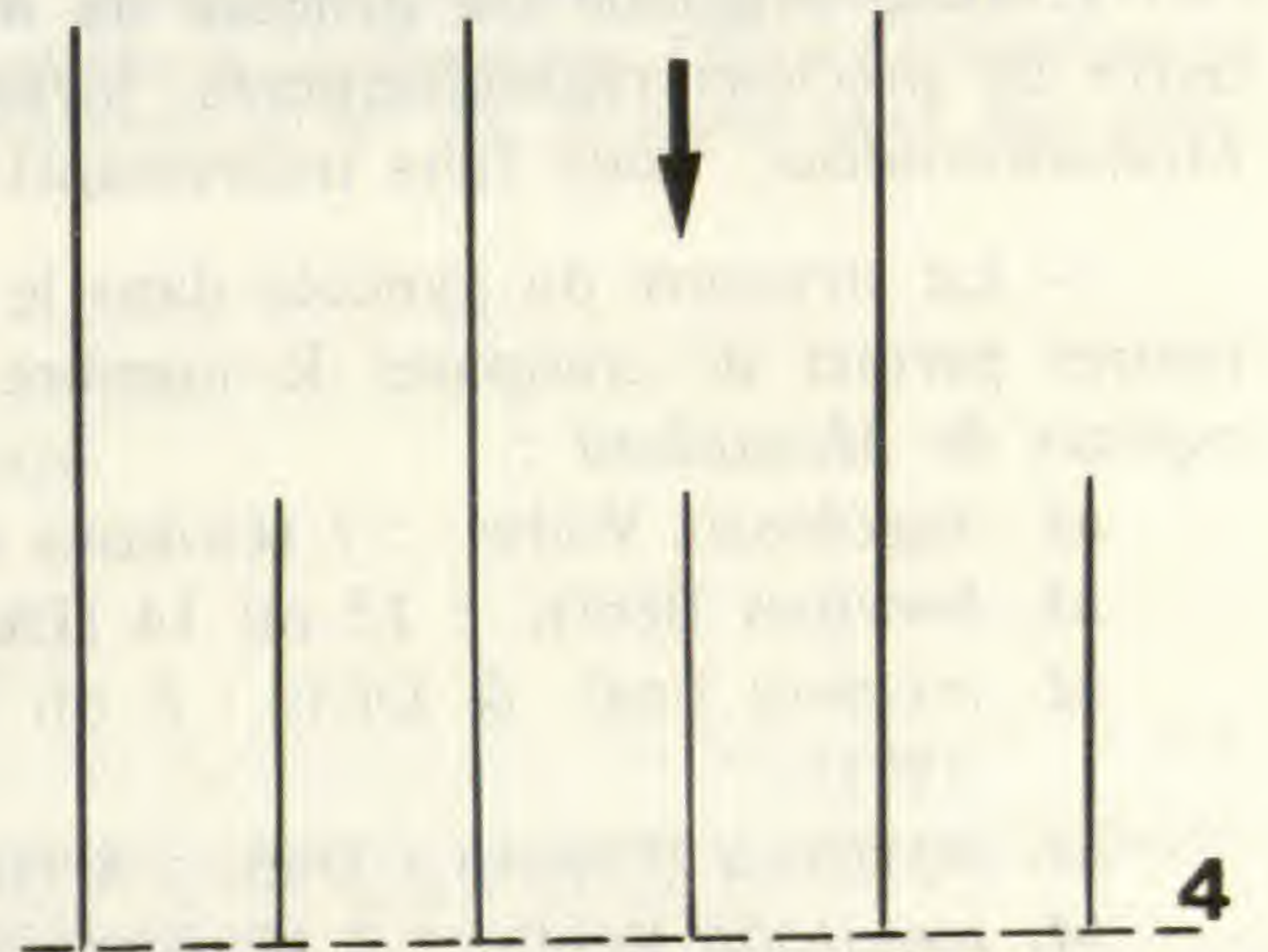








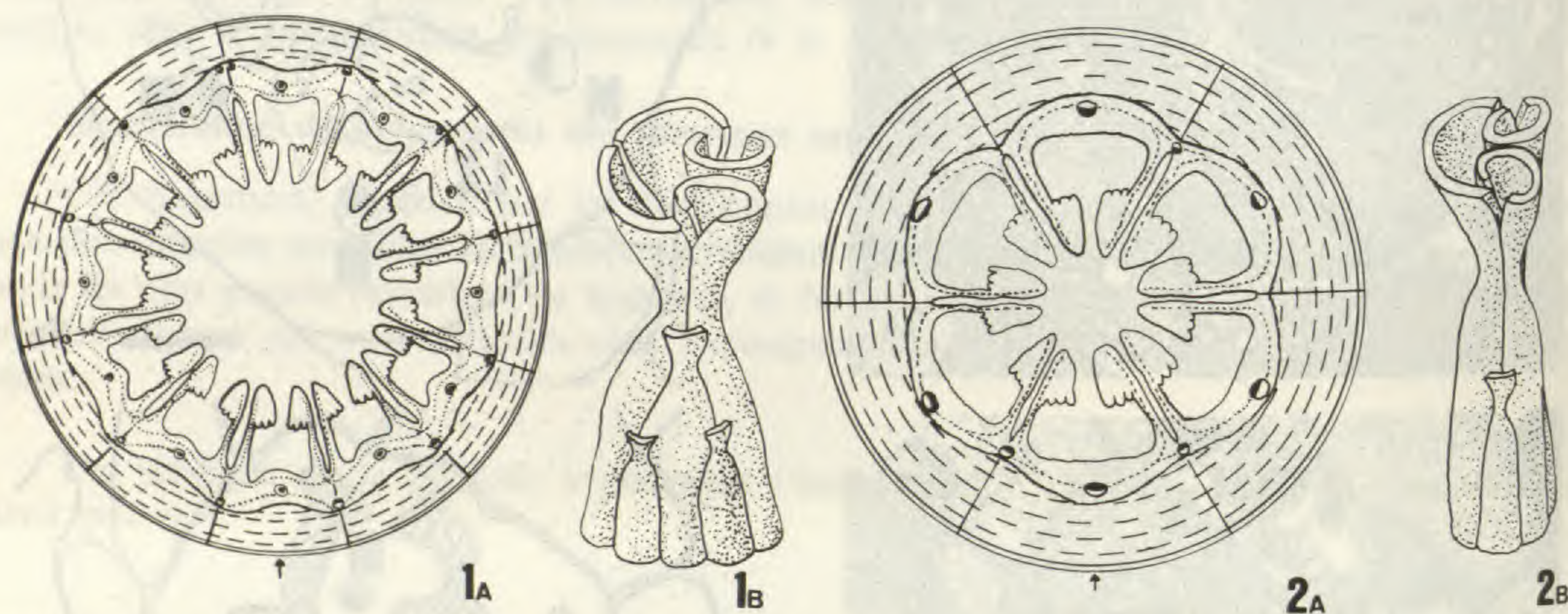




Pl. 3. — **Isolona campanulata** Engl. & Diels : **1**, vue d'ensemble de la base du gynécée (échelle : 175 μm) ; **2**, base du plateau stigmatique à trois carpelles (échelle : 175 μm) ; amas scléreux en quadrillés sur le schéma 2B ; **3**, plateau stigmatique (échelle : 175 μm) ; **4**, développée des faisceaux médians ; la flèche signale la position de la suture stigmatique. Coloration : carmin-vert d'iode selon BROULAND.

devient alors unique et sans exemple dans les Angiospermes, ce qui paraît difficilement explicable surtout si l'on conserve les *Monodoroideae* dans les *Annonaceae*.

— Enfin, les observations ontogéniques de LEINS & ERBAR ne sont nullement contradictoires avec l'interprétation de l'anatomie du gynécée telle que nous la proposons. En effet la vascularisation du gynécée montre que la syncarpie — avec union congénitale des carpelles — y est très avancée, jusqu'au niveau stigmatique. On ne peut donc être surpris de ce que le gynécée apparaisse ontogéniquement comme une « unité » dans laquelle les carpelles sont totalement indiscernables *extérieurement*.



Pl. 4. — Schémas d'interprétation du gynécée des *Monodoroideae*. 1, **Monodora brevipes** Benth. : **A**, coupe de la base d'un gynécée à 12 carpelles ; dans le parenchyme interne laissé en blanc, la vascularisation est en pointillés ; **B**, vue dans l'espace ; 2, **Isolona campanulata** Engl. & Diels : **A**, coupe de la base du gynécée ; **B**, vue dans l'espace. Dans les deux figures, la flèche désigne la position de la suture stigmatique.

L'étude originale du gynécée de *Monodora brevipes* et du genre *Isolona* apporte en outre de précieux renseignements, lorsqu'on la compare aux résultats déjà acquis sur les *Monodoroideae*. Deux faits intéressants peuvent être soulignés :

— La structure du gynécée dans le genre *Monodora* : L'examen des publications antérieures permet de comparer le nombre de carpelles constituant le gynécée de différentes espèces de *Monodora* :

M. angolensis Welw. : 7 (GUÉDÈS & LE THOMAS, 1981) ;
M. brevipes Benth. : 12 ou 14 (DEROIN) ;
M. crispata Engl. & Diels : 6 ou 7 (LEINS & ERBAR, 1979 ; GUÉDÈS & LE THOMAS, 1981) ;
M. myristica (Gaertn.) Dun. : 8 (BAILLON, 1869) ;
M. tenuifolia Benth. : 7 (LEINFELLNER, 1969).

Ainsi, *M. brevipes* a un nombre de carpelles pratiquement double de celui des autres espèces du genre, et l'on remarque qu'il est même variable à l'intérieur des espèces (au moins chez *M. brevipes* et *M. crispata*). En outre, la fig. 12 publiée par LEINS & ERBAR

(1982) montre que la vascularisation de la paroi ovarienne de *Monodora crispata* ressemble beaucoup plus à celle d'*Isolona campanulata* qu'à celle de *M. brevipes*. On peut se demander si la double vascularisation si particulière de *M. brevipes* n'est pas liée au grand nombre de carpelles du gynécée. Une telle vascularisation a par ailleurs été reconnue chez les *Cabombaceae* (RICHARDSON, 1969).

— Le gynécée du genre *Isolona* : Compte tenu des variations du nombre de carpelles et de l'organisation vasculaire, le gynécée d'*Isolona* ne se distingue pas sensiblement de celui de *Monodora*. Son étude montre du moins que l'ensemble des *Monodoroideae* est bien syncarpe, et se distingue de toutes les autres *Annonaceae* d'une manière remarquable.

CONCLUSION

Malgré quelques variations dans le nombre des carpelles qui le composent et le détail de la vascularisation, le gynécée des genres *Monodora* et *Isolona* présente une structure très semblable. Il est constitué de carpelles ouverts, d'inégale longueur, soudés entre eux congénitalement, dans lesquels la vascularisation montre une syncarpie déjà très avancée. En effet, la présence des faisceaux latéraux confirme l'interprétation des faisceaux principaux comme étant les faisceaux médians de carpelles individuels. Telle qu'elle est ainsi mise en évidence, la vascularisation du gynécée explique parfaitement la disposition des ovules adossés.

Cette structure originale du gynécée de *Monodora* et *Isolona* justifie pleinement leur place dans une sous-famille distincte des autres *Annonaceae* apocarpiques à carpelles fermés.

REMERCIEMENTS : Je remercie spécialement le Dr. L. AKÉ ASSI qui m'a communiqué une grande quantité de fleurs des deux genres étudiés, le Directeur de l'Herbier de Wageningen qui a fait don de fleurs en alcool (J. J. Bos) à Mme LE THOMAS, et le Professeur J.-F. LEROY qui m'a autorisé à examiner les collections de l'Herbier du Muséum de Paris. J'exprime également toute ma reconnaissance à Mme A. LE THOMAS et M. M. GUÉDÈS pour les précieux conseils et encouragements qu'ils m'ont prodigués au cours de la rédaction de cet article qui expose les principaux résultats d'un mémoire préparé au Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., et soutenu le 23 septembre 1983 à l'Université de Paris XI (ORSAY). Je tiens aussi à remercier Mlle M. CHALOPIN et Mme N. D'AMICO pour leur collaboration technique.

BIBLIOGRAPHIE

BAILLON, H., 1869. — *Histoire des Plantes*. Tome 1, Paris.

BROULAND, M., 1935. — Recherches sur l'anatomie florale des Renonculacées. *Le Botaniste* 27 : 1-278.

DEROIN, T., 1983. — *Les Annonaceae-Monodoroideae : morphologie du gynécée et caryologie. Implications phylogéniques*. Mémoire de D.E.A. polycopié, 95 p., Paris XI-Orsay.

DUNAL, M. F., 1817. — *Monographie de la famille des Annonacées*. Paris.

GERLACH, D., 1984. — *Botanische Mikrotechnik*. 2e éd., Thieme, Stuttgart.

GUÉDÈS, M. & LE THOMAS, A., 1981. — Le gynécée syncarpe de Monodora (Annonacées-Monodoroïdées). *C. R. Acad. Sc. Paris* 292 (III) : 1025-1028.

LEINFELLNER, W., 1969. — Ueber die Karpelle verschiedener Magnoliales. VIII. Ueberblick über alle Familien der Ordnung. *Oester. bot. Z.* 117 : 107-127.

LEINS, P. & ERBAR, C., 1979. — Zur Entwicklung der Blüten von Monodora crispata (Annonaceae). *Beitr. Biol. Pfl.* 55 : 11-22.

LEINS, P. & ERBAR, C., 1982. — Das monokarpellate Gynoeceum von Monodora crispata (Annonaceae). *Beitr. Biol. Pfl.* 57 : 1-13.

LE THOMAS, A., 1969. — Annonacées. *Flore du Gabon* 16.

PAYER, J. B., 1857. — *Traité d'organogénie comparée de la fleur*, Paris.

RICHARDSON, F. C., 1969. — Morphological studies of the Nymphaeaceae. IV. Structure and development of the flower of Brasenia schreberi. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 47 : 1-45.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, Adansonia, n° 2 : 177-193.

New species of New Caledonian *Tristaniopsis* Brongn. & Gris (*Myrtaceae*) and comments on other species

J. W. Dawson

Summary : Seven new species of New Caledonian *Tristaniopsis* are described : *Tristaniopsis jaffrei* Dawson, *T. macphersonii* Dawson, *T. reticulata* Dawson, *T. lucida* Dawson, *T. minutiflora* Dawson, *T. yateensis* Dawson and *T. ninndoensis* Dawson. The following new combination is also made : *Tristaniopsis guillainii* var. *balansana* (Tison) Dawson. Notes on other New Caledonian species and a key to all New Caledonian species are also provided.

Résumé : Sept nouvelles espèces de *Tristaniopsis* néo-calédoniens sont décrites : *Tristaniopsis jaffrei* Dawson, *T. macphersonii* Dawson, *T. reticulata* Dawson, *T. lucida* Dawson, *T. minutiflora* Dawson, *T. yateensis* Dawson et *T. ninndoensis* Dawson. Une combinaison nouvelle, *Tristaniopsis guillainii* var. *balansana* (Tison) Dawson, est aussi établie. Des notes concernant les autres espèces néo-calédoniennes et une clé de toutes les espèces sont présentées.

John W. Dawson, Botany Department, Victoria University of Wellington, Private Bag, Wellington, New Zealand.

Brown (1812) included three species in his genus *Tristania*. Recently Wilson & Waterhouse (1982) transferred two of these to two other genera leaving *T. neriifolia*, designated by Schott (1830) as the type, as the sole species of *Tristania*. *Tristania laurina* was assigned to the reinstated *Tristaniopsis* Brongn. & Gris which was based on a New Caledonian species.

All of the New Caledonian species formerly referred to *Tristania* are now included in *Tristaniopsis*, a genus of about 44 species which ranges from Burma to east Australia and New Caledonia. The readily visible distinguishing features of *Tristaniopsis* are : alternate leaves ; lack of bud scales ; stamens in five fascicles [1] ; semi-superior to superior ovaries ; seeds with a wing developed from the raphe ; and a distinctive column, surmounted by the placentas, at the centre of the dehisced capsule (Dawson, 1977).

Tristaniopsis calobuxus Brongn. & Gris.

Bull. Soc. Bot. Fr. 10 : 372 (1863), « *callobuxus* ».
— *Calobuxus* Pancher ex Brong. & Gris, *l.c.* : 372 (1863), *pro syn.*, « *Callobuxus* ».
— *Tristania calobuxus* Niedenzu *in* Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3 (7) : 89 (1893).

Type : *Pancher s.n.* (lecto-, P).

1. In *T. minutiflora* the stamens are sometimes single.

A common species throughout the southern ultrabasic region and on similar rocks along the east coast as far as Poindimié. Also on the ultrabasic massifs along the north west coast and on schists at the northern extremity of the main island. In shrub associations on rocky serpentine slopes and serpentine colluvium as well as on dry schist ridges in the far north. 10-1100 m.

The small, almost circular close-set leaves distinguish this species from all others in New Caledonia except *T. jaffrei*.

Tristaniopsis jaffrei Dawson, *sp. nov.* — Pl. 1.

Frutex ; foliis coriaceis, suborbicularibus vel obovatis, 11-14 × 8-11 mm, apicibus rotundatis ; inflorescentiis ca. 1 cm longis, floribus 4-6 ; petalis ca. 2 mm latis ; fasciculis staminum usque ad 6 mm longis, staminibus 20-26.

TYPE : *Jaffré 805* (holo-, P).

Shrub ; young stems with dense, whitish spreading hairs gradually becoming glabrous and dark brown to black in colour.

Petioles ca. 1.5 mm long × 2 mm wide ; lamina coriaceous, almost orbicular to obovate, 11-14 × 8-11 mm, with a dense pubescence of whitish spreading hairs when young, becoming glabrous when mature ; tip rounded ; base rounded to obtuse then narrowly attenuate ; midrib slightly raised below, other veins obscure.

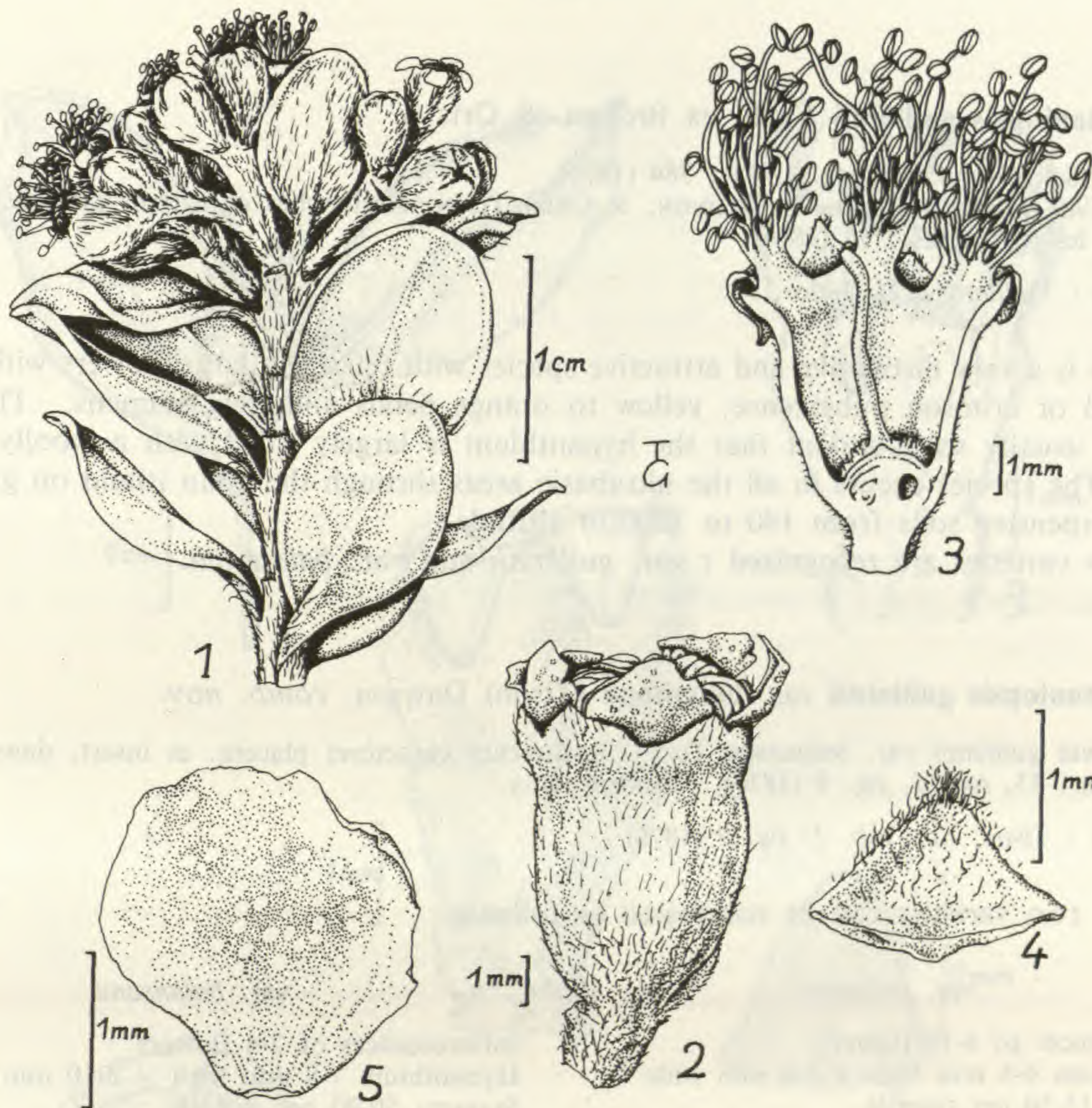
Inflorescences ca. 1 cm long of 4-6 flowers in the axils of leaves at the tips of ordinary branches ; inflorescence axes with a close pubescence of short whitish hairs, exterior hypanthium and sepals with a rather sparse pubescence of long spreading whitish hairs, inner hypanthium, petals, stamens and style glabrous, ovary with a sparse to moderate pubescence of short erect hairs ; peduncle ca. 4-5 × 2 mm ; bracts and bracteoles linear to lanceolate, acute, 2-2.5 × 0.5-1 mm ; pedicel ca. 0.5-1 × 1 mm ; hypanthium reddish brown, 4-4.5 mm high and 3-4.5 mm wide ; sepals erect, triangular, reddish brown, acute, ca. 1 mm high × 1.5 mm wide ; petals yellow, ca. 2 × 2 mm ; stamens yellow, in 5 bundles of 20-26 with the fused lower parts ca. 0.5-1 mm long × 1 mm wide ; filaments 2-5.2 × 0.1 mm ; anthers ca. 0.3 × 0.2 mm ; ovary half inferior, ca. 1.5 mm high × 2.2 mm wide, 4-locular ; style ca. 4.5 × 0.4 mm, not set in ; placenta apical with 6-8 pendent ovules.

Fruit not known.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY. — Only known from the type collection from Mt. Koniambo which is a peridotite massif near the north west coast. In shrub vegetation. Altitude 650 m.

OBSERVATIONS. — With its small, almost circular, close set leaves this species is vegetatively very similar to *T. calobuxus*. However, there are a number of differences in the flowers. *T. jaffrei* has more flowers per inflorescence ; their pubescence is less strongly developed ; there are 2-3 times as many stamens per fascicle with filaments about twice as long ; the ovary is half inferior, not nearly superior, with a longer style and 4 locules. The latter feature is not known in other species in New Caledonia.

MATERIAL STUDIED : *Jaffré 805*, Mt. Koniambo, 650 m, fl., 1.6.1972 (P, WELTU).



Pl. 1. — **Tristaniopsis jaffrei** Dawson : **1**, foliage and inflorescences ; **2**, opening flower bud ; **3**, flower, L.S. ; **4**, sepal ; **5**, petal. (All *Jaffré 805*).

Tristaniopsis capitulata Brongn. & Gris

Bull. Soc. Bot. Fr. 10 : 372 (1863).

— *Tristania capitulata* Pancher ex Brongn. & Gris, *l.c.* : 372 (1863), *pro syn.*

— *Tristania « capitellata »* Lanessan, Pl. util. Colon. françaises : 258 (1886).

— *Tristania capitulata* (Brongn. & Gris) Niedenzu *in* Engl & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3 (7) : 89 (1893).

— *Tristania undulata* Pancher ex Guillaumin, Ann. Mus. Col. Marseille, sér. 2, 9 : 145 (1911), *nom. nud.*

Type : *Pancher s.n.* (holo-, P).

A shrub to small tree found in several localities in the southern ultrabasic massif and its eastern extension. 30-700 m altitude in shrubbery or low forest on rocky terrain. The almost sessile inflorescences and flowers and the general hairiness of the flowers are distinctive features of *T. capitulata*.

Tristaniopsis guillainii Vieill. ex Brongn. & Gris

Ann. Sci. Nat. Paris, sér. 5, 13 : 384 (1871).
— *Tristania guillainii* (VIEILL. ex BRONGN. & GRIS) TISON, Recherches caractères placent. et insert. dans les Myrtacées : 55 (1876).

TYPE : *Vieillard 2221* (holo-, P).

This is a very distinctive and attractive species with relatively large flowers with a dense rusty red or crimson pubescence, yellow to orange petals and long stamens. The pubescence is usually so abundant that the hypanthium is largely filled with a woolly mass of hairs. The species occurs in all the ultrabasic areas through the main island on gravelly to rocky serpentine soils from 140 to 1200 m altitude.

Two varieties are recognized : var. *guillainii* and var. *balansana.*

Tristaniopsis guillainii var. **balansana** (Tison) Dawson, *comb. nov.*

— *Tristania guillainii* var. *balansana* TISON, Recherches caractères placent. et insert. dans les Myrtacées : 55, *tab. 1*, *fig. 9* (1876), « *balanseana* ».

TYPE : *Tison, l.c., tab. 1, fig. 9* (1876).

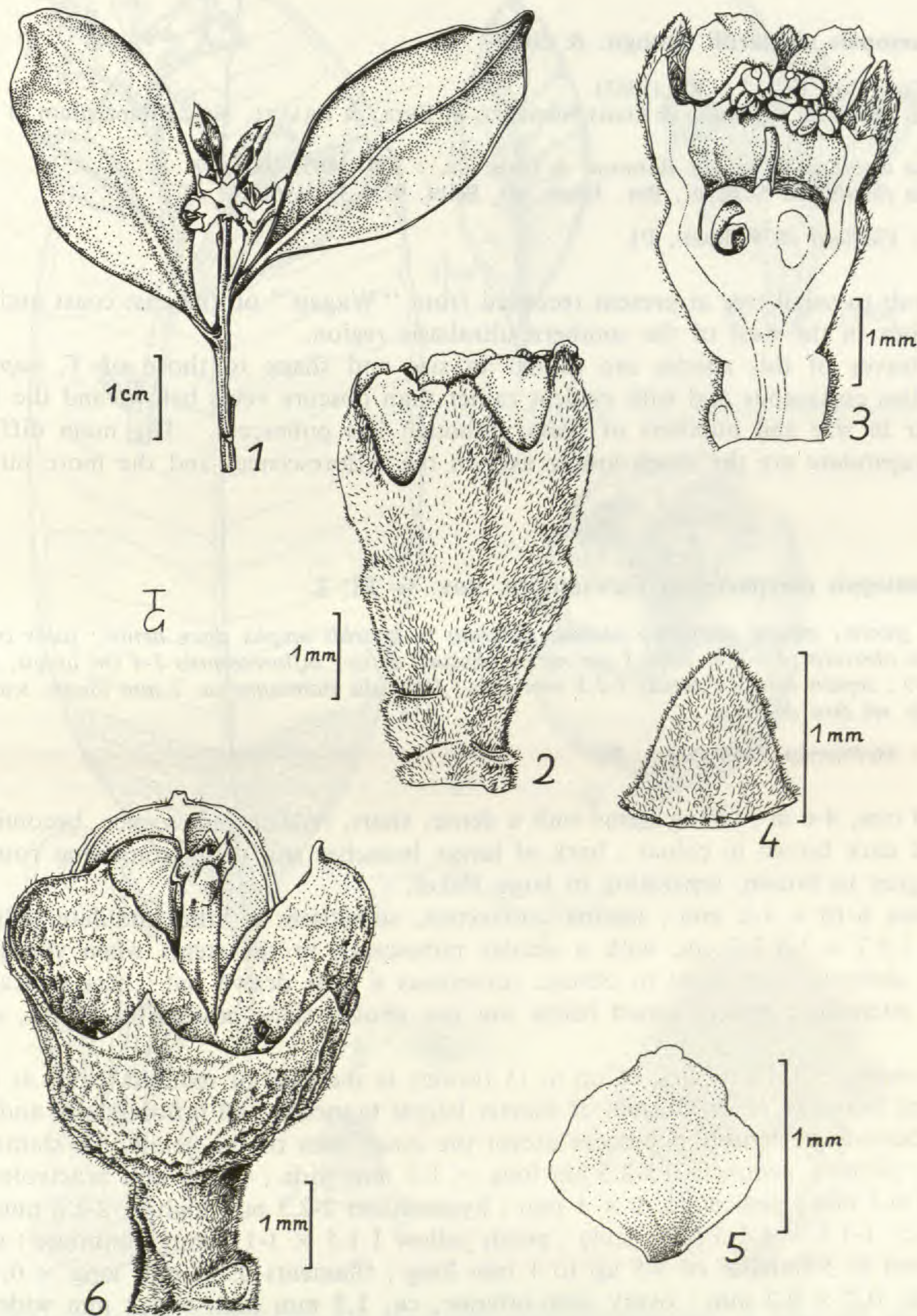
The two varieties can be contrasted as follows :

var. *guillainii*	var. *balansana*
Inflorescences of 4-10 flowers	Inflorescences of 2-4 flowers
Hypanthium 4-5 mm high × 5-6 mm wide	Hypanthium 7-8 mm high × 8-10 mm wide
Stamens 15-30 per fascicle	Stamens 50-70 per fascicle
Style glabrous or with moderately dense, whitish pubescence on lower 2/3 or at base	Style with dense, long, rusty red hairs on the lower 2/3

T. guillainii var. *balansana* is apparently restricted to the southern ultrabasic massif and var. *guillainii* to similar massifs north of a line from Bouloupari to Canala.

The two varieties seem reasonably distinct, although there are a few somewhat intermediate specimens. *MacKee 25647* from Dothio has the small and numerous flowers and few stamens of var. *guillainii*, but the style pubescence of var. *balansana. Veillon 770* from Haute Tamoa also agrees with var. *guillainii* in most respects except that the number of stamens per fascicle is about 40.

MacKee 23102 from the Dent de St. Vincent has the highest altitude recorded for the species at 1200 m. The leaves are unusually thick and the petioles very short and broad. The flowers also are larger than those of other specimens of var. *balansana.*



Pl. 2. — **Tristaniopsis macphersonii** Dawson : **1**, foliage and infructescence ; **2**, flower habit ; **3**, flower, L.S. ; **4**, sepal ; **5**, petal ; **6**, dehisced fruit. (1, 6, *McPherson 5513* ; 2-5, *WELTU 14336*).

Tristaniopsis vieillardii Brongn. & Gris

Bull. Soc. Bot. Fr. 12 : 300 (1865).
— *Tristania vieillardii* (Brongn. & Gris) Niedenzu *in* Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3 (7) : 89 (1893).
— *Tristania insularis* Vieill. ex Brongn. & Gris, *l.c.* : 300 (1865), *pro syn.*
— *Tristania floribunda* Schltr., Bot. Jahrb. 40, Beibl. 92 : 31 (1908).

Type : *Vieillard 2079* (holo-, P).

A shrub to small tree at present recorded from " Wagap " on the east coast and Prony and Dumbéa in the west of the southern ultrabasic region.

The leaves of this species are similar in size and shape to those of *T. capitulata*, although less coriaceous and with evident rather than obscure veins below, and the flowers are similar in size and numbers of parts, although less pubescent. The main differences from *T. capitulata* are the much longer axes in the inflorescences and the more numerous flowers.

Tristaniopsis macphersonii Dawson, *sp. nov.* — Pl. 2.

Arbor parva ; cortice aliquanto scabra, fissurato in lamellis amplis disce dente ; foliis coriaceis, ellipticis vel obovatis, 3.5-7 × 1.8-8.3 cm nervis obscuris infra ; inflorescentiis 1-4 cm longis, floribus usque ad 15 ; sepalis erectis ; petalis 1-1.5 mm latis ; fasciculis staminum ca. 1 mm longis, staminibus 3-5 discretis vel fere discretis.

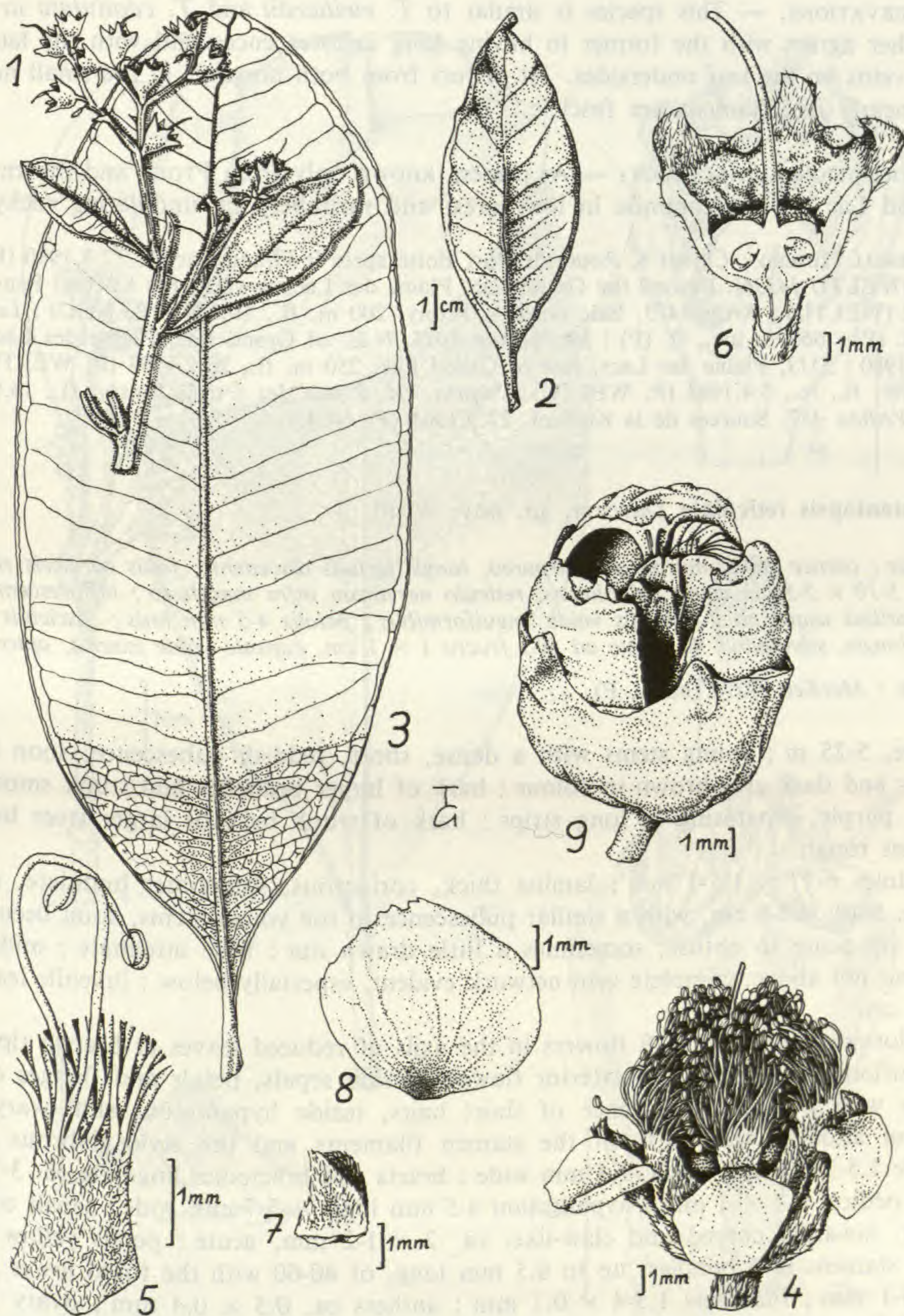
Type : *McPherson 3015* (holo-, P).

Small tree, 4-6 m ; young stems with a dense, short, reddish pubescence, becoming glabrous and dark brown in colour ; bark of larger branches and trunk somewhat rough and fissured, grey to brown, separating in large flakes.

Petioles 6-10 × 1-2 mm ; lamina coriaceous, sometimes a little undulate, elliptic to obovate, 3.5-7 × 1.8-3.3 cm, with a similar pubescence to the stems when young, soon becoming glabrous ; tip acute to obtuse, sometimes a little drawn out ; base cuneate then narrowly attenuate ; midrib raised below but not above, veins perceptible above, obscure below.

Inflorescences 1-4 cm long, of up to 15 flowers in the axils of reduced leaves at the tips of ordinary branches or on clusters of shorter lateral branches ; all inflorescence and flower parts moderately to densely pubescent except the inner sides of the petals, the stamens and the style ; primary peduncle 0.5-2.5 cm long × 1-2 mm wide ; bracts and bracteoles linear 1.2 × 0.1-0.2 mm ; pedicel ca. 1 × 1 mm ; hypanthium 2-2.5 mm high × 2-2.8 mm wide ; sepals erect, 1-1.5 × 1-1.5 mm, acute ; petals yellow 1-1.5 × 1-1.5 mm, fimbriate ; stamens barely fused in 5 bundles of 3-5 up to 1 mm long ; filaments 0.1-1 mm long × 0.1 mm ; anthers ca. 0.2 × 0.2 mm ; ovary semi-inferior, ca. 1.2 mm high × 1.2 mm wide ; style ca. 1 × 0.2 mm ; placenta apical with 4-6 pendent ovules.

Fruit capsule exserted, up to 4 mm long × 4 mm wide, 3 locular ; fertile seed ca. 2.5 × 1 mm.



Pl. 3. — **Tristaniopsis reticulata** Dawson : **1**, leaves and young infructescences ; **2**, adult leaf, adaxial view ; **3**, juvenile leaf, abaxial view ; **4**, flower habit ; **5**, base of stamen bundle ; **6**, flower L.S., stamens removed ; **7**, sepal ; **8**, petal ; **9**, dehisced fruit. (1, *MacKee 39278* ; 2, 9, *MacKee 38429* ; 3, *MacKee 38333* ; 4-8, *MacKee 39292*).

OBSERVATIONS. — This species is similar to *T. vieillardii* and *T. capitulata* in leaf size and further agrees with the former in having long inflorescences and with the latter in its obscure veins on the leaf undersides. It differs from both however in the small number of free or nearly free stamens per fascicle.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY. — At present known only from Prony and the environs of the Grand Lac. Quite common in low forest and shrubbery on undulating rocky terrain.

MATERIAL STUDIED : *Cayrol 6*, Route de Port Boisé après le Grand Lac, fl., 2.8.1980 (P, NOU) ; *Dawson (WELTU 14336)*, Beyond the Grand Lac, Plaine des Lacs towards the Kuébini Peninsula, fl., 4.11.1982 (WELTU) ; *Kribs 1473*, Baie nord — Prony, 200 m, fl., 10.1903 (P, NOU) ; *Le Rat 390*, Prony, fl. (P) ; *660*, s. loc., fl. (P) ; *McPherson 3015*, N.E. of Grand Lac, Plaine des Lacs, 300 m, fl., 31.8.1980 ; *5513*, Plaine des Lacs, east of Grand Lac, 250 m, fl., 20.2.1983 (P, WELTU) ; *5619*, Koué River, fl., fr., 3.4.1983 (P, WELTU) ; *Suprin 704*, Route des « trois bras », fl., 18.9.1980 (P, NOU) ; *Veillon 437*, Sources de la Kuébini, 22.9.1965 (P, NOU).

Tristaniopsis reticulata Dawson, *sp. nov.* — Pl. 3.

Arbor ; cortice laeve, murino ad purpureo, longis laciniis discedente, foliis coriaceis ellipticis vel obovatis 5-10 × 2-5 cm acutis vel obtusis, reticulo nervorum infra manifesto ; inflorescentiis 3-7 cm longis floribus usque ad 9 ; sepalis valde unguiformibus ; petalis 4-5 mm latis ; fasciculis staminum 5-7 mm longis, staminibus 40 usque ad 60 ; fructu 1 × 1 cm, capsula valde exserta, apice excavata.

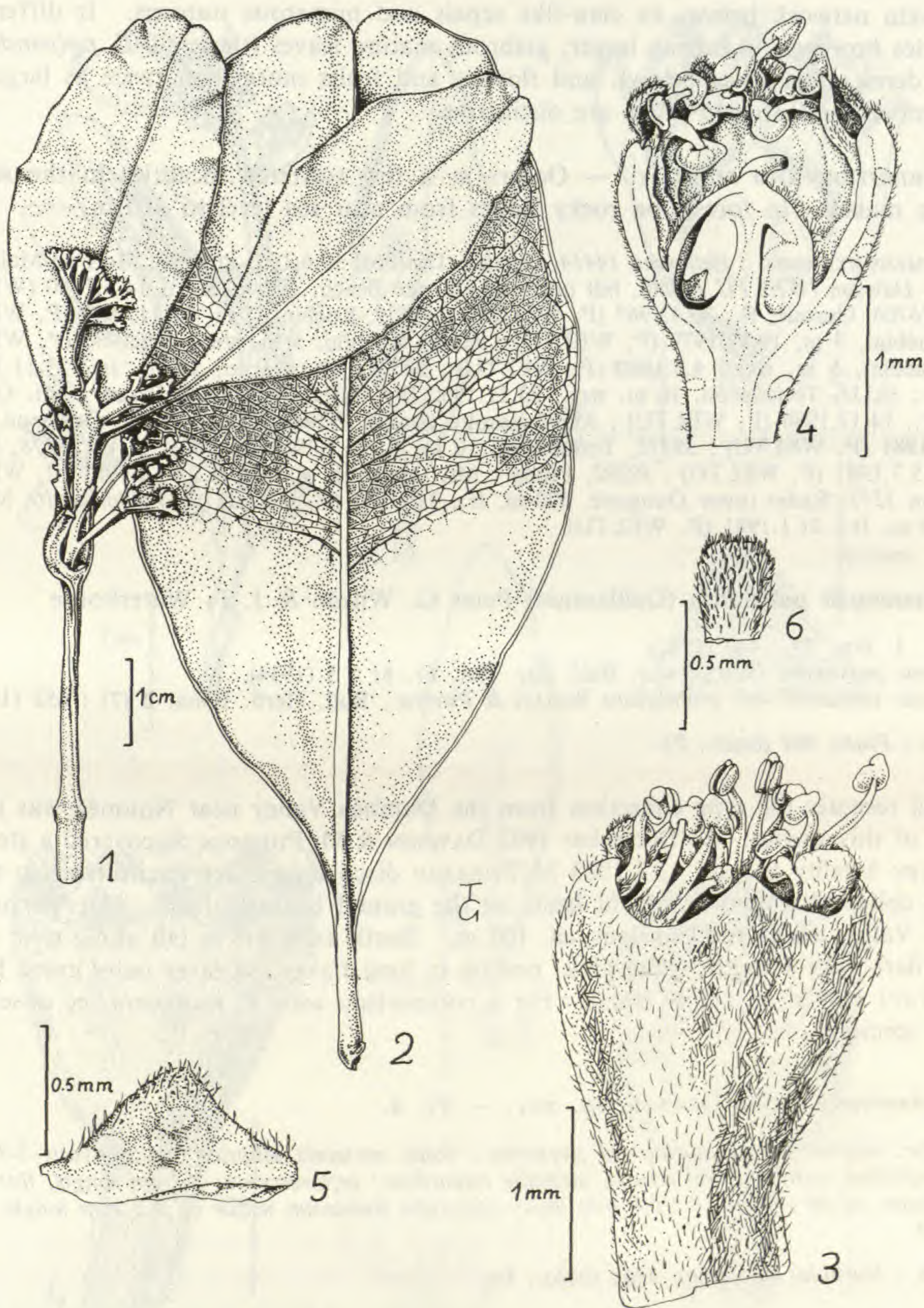
TYPE : *MacKee 39275* (holo-, P).

Tree, 5-25 m ; young stems with a dense, short, reddish pubescence, soon becoming glabrous and dark grey-brown in colour ; bark of larger branches and trunk smooth, grey-pink to purple, separating in long strips ; bark of trunk base of larger trees brown and somewhat rough.

Petioles 6-17 × 1.5-3 mm ; lamina thick, coriaceous, sometimes undulate, elliptic to obovate, 5-10 × 2-5 cm, with a similar pubescence to the young stems, soon becoming glabrous ; tip acute to obtuse, sometimes a little drawn out ; base attenuate ; midrib raised below but not above, complete vein network evident, especially below ; juvenile leaves up to 22 × 9 cm.

Inflorescences of up to 9 flowers in the axils of reduced leaves at branch tips, 3-7 cm long ; inflorescence axes, and exterior flowers, inside sepals, petals and flanges of stamen fascicles with a dense pubescence of short hairs, inside hypanthium and ovary sparsely pubescent and the free parts of the stamen filaments and the style glabrous ; primary peduncle 1.5-3 cm long × ca. 1.5 mm wide ; bracts and bracteoles lingulate ca. 3-3.5 × 1.5-2 mm ; pedicel 1-3 × 1 mm ; hypanthium 4-5 mm high × 5-7 mm wide ; sepals compressed laterally, inwardly curved and claw-like, ca. 2 × 1-2 mm, acute ; petals yellow 4-5 × 4-5 mm ; stamens in 5 bundles, up to 6.5 mm long, of 40-60 with the fused lower parts 1.5-3 × 0.5-1 mm ; filaments 1.5-4 × 0.1 mm ; anthers ca. 0.5 × 0.4 mm ; ovary half inferior, 2-2.5 mm high × 2.5-3 mm wide ; style 7-9 × 0.8-1 mm ; placenta apical with 10-13 pendent ovules.

Fruit capsule exserted, ca. 10 × 10 mm, hollowed at the apex, 3-locular ; fertile seed ca. 8 × 3 mm.



Pl. 4. — **Tristaniopsis lucida** Dawson : **1**, leaves and inflorescences ; **2**, leaf, abaxial view ; **3**, flower habit ; **4**, flower, L.S. ; **5**, sepal ; **6**, petal. (1, *Morat 6609* ; 2-6, *McPherson 2904*).

OBSERVATIONS. — This species is similar to *Tristaniopsis polyandra* in its leaves with an evident vein network below, its claw-like sepals and numerous stamens. It differs from that species however, in having larger, glabrous mature leaves (those of *T. polyandra* have a short, dense pubescence below), and flowers and fruits more than twice as large. The large, almost barrel-shaped fruits are distinctive.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY. — Occurs at a few scattered localities in the southern ultrabasic massif. In forests on rocky slopes from near sea level to 400 m.

SPECIMENS EXAMINED : *Baumann 14414*, Ouroué (Dothio), 30.6.1951 ; *14998*, Mois de Mai, 250 m, 4.8.1981 ; *Dawson (WELTU 13860)*, hill north of Ouroué Beach, 100 m, ster., 14.5.1980 (WELTU) ; *MacKee 16706*, Ouroué, fl., 30.4.1967 (P, WELTU) ; *37639*, Kuébini, 5 m, 26.11.1979 (P, WELTU) ; *37688*, Kuébini, 5 m, 19.12.1979 (P, WELTU) ; *38084*, Kuébini, 5 m, ster., 4.5.1980 (P, WELTU) ; *38085*, Kuébini, 5 m, ster., 4.5.1980 (P, WELTU) ; *38332*, Touaourou, 10 m, fr., 23.11.1980 (P, WELTU) ; *38333*, Touaourou, 10 m, ster., 23.11.1980 (P, WELTU) ; *38429*, Prony : Mt. Oungoné, 400 m, fr., 14.12.1980 (P, WELTU) ; *38692* (récolté par *M. Boulet*), Prony : Mt. Oungoné, 400 m, fr., 21.1.1981 (P, WELTU) ; *39275*, Touaourou, 10 m, fl., 5.7.1981 (P, WELTU) ; *39278*, Kuébini, 5 m, fl., 5.7.1981 (P, WELTU) ; *39292*, Prony : Mt. Oungoné, 400 m, fl., 10.7.1981 (P, WELTU) ; *McPherson 3571*, Radio tower Oungoné, 300 m, fr., 3.2.1981 (P, WELTU) ; *Veillon 4410*, Mt. Oungoné, 450 m, fr., 21.1.1981 (P, WELTU).

Tristaniopsis polyandra (Guillaumin) Peter G. Wilson & J. T. Waterhouse

Aust. J. Bot. 30 : 440 (1982).
— *Tristania polyandra* GUILLAUMIN, Bull. Soc. Bot. Fr. 81 : 5 (1934).
— *Tristania vieillardii* var. *grandiflora* BONATI & PETITM., Bull. Herb. Boiss. 2 (7) : 652 (1907).

TYPE : *Franc 494* (holo-, P).

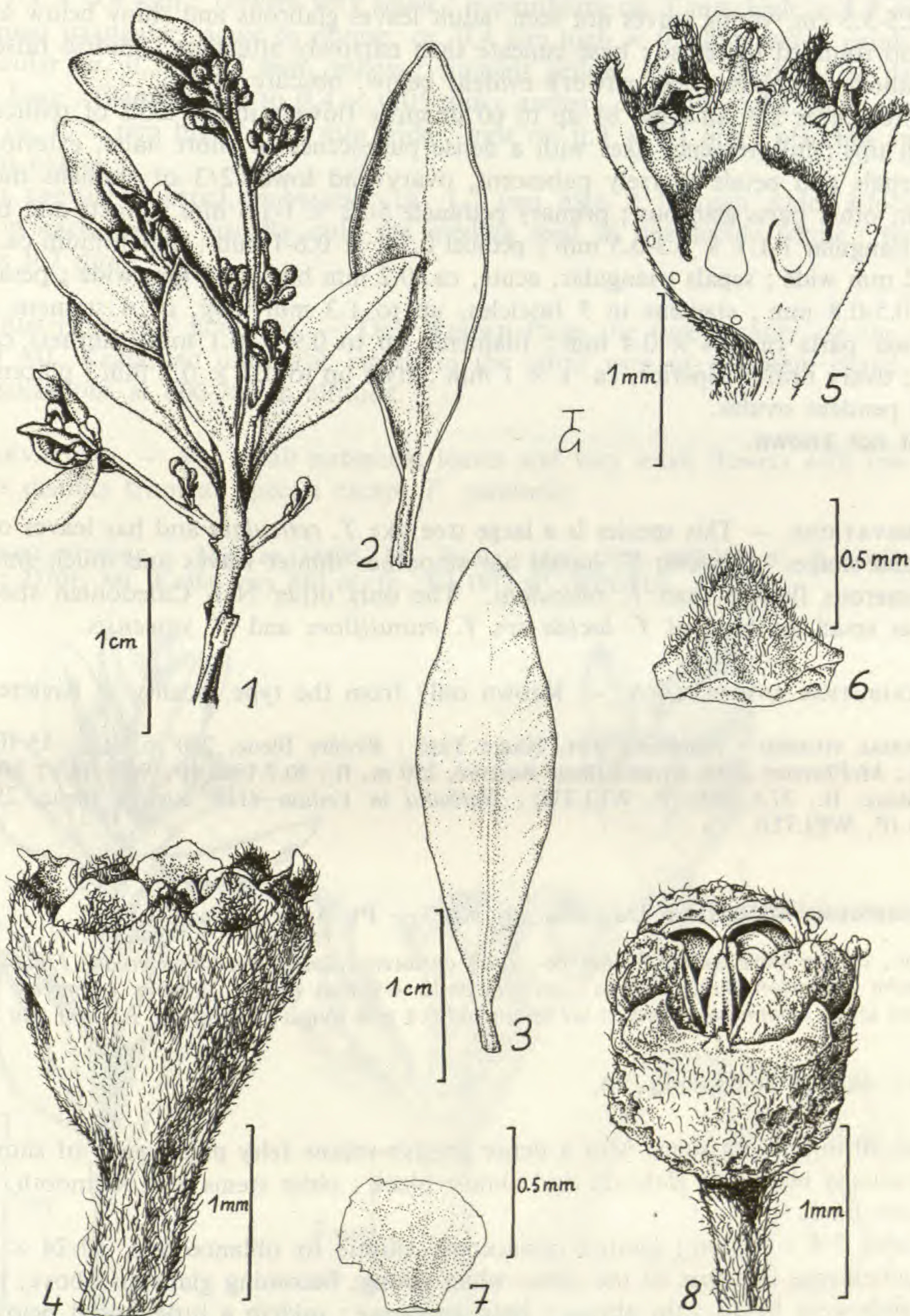
Until recently the type collection from the Dumbéa Valley near Nouméa was the only material of this species. In December 1982 DAWSON & MCPHERSON discovered a sterile tree at the type locality and on 13.2.1983 MCPHERSON discovered other sterile trees in the vicinity and collected a number of old fruits on the ground beneath them. (*McPherson 5510*, Dumbéa Valley, along road to dam, ca. 100 m. Sterile trees 4-8 m tall along river and dry creek. Bark very smooth, white-pink, peeling in long flakes. Leaves paler green beneath. Fallen fruits picked up below trees). For a comparison with *T. reticulata* see observations on that species.

Tristaniopsis lucida Dawson, *sp. nov.* — Pl. 4.

Arbor ; cortice laeve, murino ad purpureo ; foliis coriaceis ellipticis vel obovatis 5-10 × 2.5-5.5 cm, apicibus rotundatis vel retusis, utrinque nitentibus ; inflorescentiis 2-3 cm longis, floribus perpusillis usque ad 60 ; petalis 0.5-0.8 mm latis ; fasciculis staminum usque ad 1.3 mm longis, staminibus ca. 4.

TYPE : *Harbulot in Veillon 4348* (holo-, P).

Tree, 12-25 m ; young stems with a dense, short, reddish pubescence, soon becoming glabrous and dark brown in colour ; bark of larger branches and trunk smooth, violet, pink-grey or brown.



Pl. 5. — **Tristaniopsis minutiflora** Dawson : **1**, leaves and inflorescences ; **2**, leaf, abaxial view ; **3**, leaf, adaxial view ; **4**, flower habit ; **5**, flower, L.S. ; **6**, sepal ; **7**, petal ; **8**, dehisced fruit. (1-7, *MacKee 24608* ; 8, *MacKee 25101*).

Petioles 15-22 × 2-3 mm ; lamina coriaceous, sometimes undulate, elliptic to obovate, 5-10 × 2.5-5.5 cm, young leaves not seen, adult leaves glabrous and shiny below as well as above ; tip rounded to retuse ; base cuneate then narrowly attenuate ; midrib raised below but not above, complete vein network evident below, obscure above.

Inflorescences 2-3 cm long, of up to 60 or more flowers in the axils of reduced leaves at branch tips ; inflorescence axes with a dense pubescence of short hairs, exterior hypanthium, sepals and petals sparsely pubescent, ovary and lower 2/3 of stamens moderately pubescent, other parts glabrous ; primary peduncle 5-12 × 1-1.5 mm ; bracts and bracteoles narrow triangular 1-1.1 × 0.3-0.5 mm ; pedicel 0.7-1 × 0.6-1 mm ; hypanthium ca. 1.5 mm high × 2 mm wide ; sepals triangular, acute, ca. 0.2 mm high × 1 mm wide ; petals yellow 0.7-1 × 0.5-0.8 mm ; stamens in 5 fascicles, up to 1.3 mm long, of 4 stamens with the fused lower parts ca. 0.4 × 0.4 mm ; filaments up to 0.9 × 0.1 mm ; anthers ca. 0.2 × 0.1 mm ; ovary nearly superior, ca. 1 × 1 mm ; style up to 0.7 × 0.2 mm ; placenta apical with 4-6 pendent ovules.

Fruit not known.

Observations. — This species is a large tree like *T. reticulata* and has leaves of a similar size and shape. However *T. lucida* has smoother shinier leaves and much smaller and more numerous flowers than *T. reticulata*. The only other New Caledonian species with flowers as small as those of *T. lucida* are *T. minutiflora* and *T. yateensis*.

Distribution and ecology. — Known only from the type locality at Rivière Bleue.

Material studied : *MacKee 37444*, Haute Yaté : Rivière Bleue, 200 m, ster., 15.10.1979 (P, WELTU) ; *McPherson 2904*, Rivière Bleue Reserve, 250 m, fl., 30.7.1980 (P, WELTU) ; *Morat 6609*, Rivière Bleue, fl., 27.8.1980 (P, WELTU) ; *Harbulot in Veillon 4348*, Rivière Bleue, 250 m, fl., 13.8.1980 (P, WELTU).

Tristaniopsis minutiflora Dawson, *sp. nov.* — Pl. 5.

Arbor ; cortice laeve pallide ferrugineo ; foliis coriaceis ellipticis vel oblanceolatis 17-24 × 7-9 mm obtusis infra confertim pubescentibus ; inflorescentiis 4-9 mm longis, floribus usque ad 9 ; petalis ca. 0.5 mm latis ; staminibus solitariis vel binatis ad 0.4 mm longis ; fructu ca. 1.7 mm alta et 1.4 mm lata.

Type : *MacKee 24608* (holo-, P).

Tree, 10 m ; young stems with a dense greyish-yellow felty pubescence of short twisted hairs, gradually becoming glabrous and almost black ; older stems with a smooth, pale reddish brown bark.

Petioles 3-4 × 1 mm ; lamina coriaceous, elliptic to oblanceolate, 17-24 × 7-9 mm, with a pubescence like that of the stems when young, becoming glabrous above, remaining densely pubescent below ; tip obtuse ; base attenuate ; midrib a little raised below.

Inflorescences 4-9 mm long of up to 9 flowers in the axils of reduced leaves on clusters of short branchlets ; all inflorescence and flower parts densely pubescent, except the inner surfaces of the petals, the lower part of the inner hypanthium and the stamens and style ;

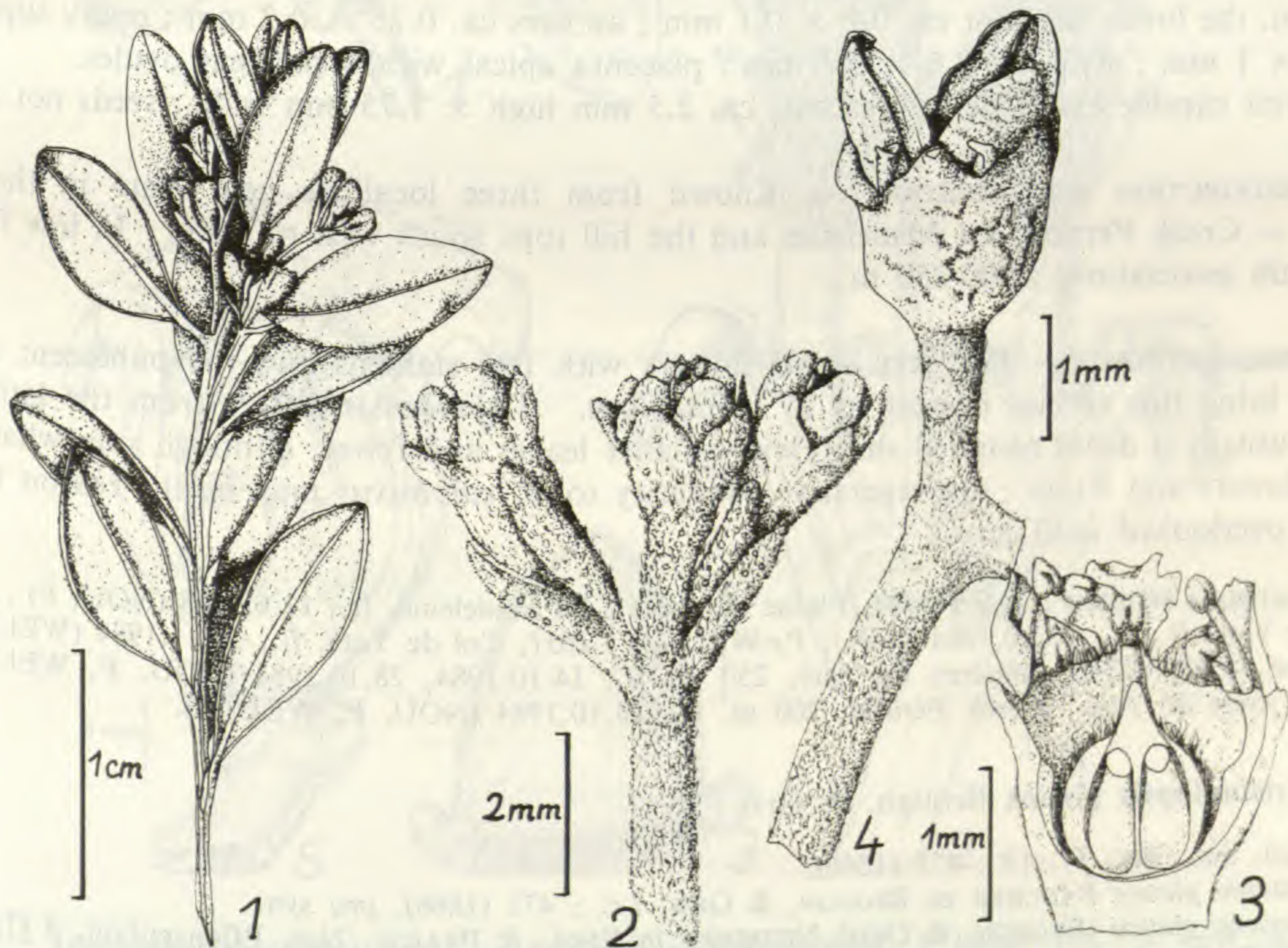
primary peduncle < 3 × 0.7 mm ; bracts and bracteoles linear 0.5-1 × 0.15-0.25 mm ; pedicels 1-3 × 0.6 mm ; flowers very small ; hypanthium ca. 1 mm high × 1.5 mm wide ; sepals broad triangular, acute to obtuse, ca. 0.4 mm high × 0.7 mm wide ; petals more or less orbicular ca. 0.5 × 0.5 mm, yellow ; stamens yellow, ca. 7, single or in pairs fused near the base ; filaments up to 0.4 × 0.05 mm ; anthers ca. 0.15 × 0.15 mm ; ovary half superior ca. 0.75 mm high × 0.8 mm wide ; style ca. 0.4 × 0.1 mm ; placenta apical with 3 pendent ovules.

Fruit capsule exserted, pubescent, ca. 1.7 mm high × 1.4 mm wide, 3-locular with 3 seeds in each locule, usually only the median seed in one locule fertile ; fertile seed ca. 1.6 × 0.7 mm.

Distribution and ecology. — Only known from the type locality on the southern slopes of Mt. Kaala, an ultrabasic massif in the north west of the main island. In tall shrub associations at 600-700 m altitude.

Observations. — The small pubescent leaves and very small flowers with few stamens make this distinct from all species except *T. yateensis*.

Material studied : *MacKee 24608*, Mt. Kaala, pente Sud, 600-700 m, fl., 6.11.1979 (P, WELTU) ; *25101*, Mt. Kaala, vers 650 m, fr., 3.3.1972 (P, WELTU).



Pl. 6. — **Tristaniopsis yateensis** Dawson : 1, leaves and inflorescences ; 2, inflorescence ; 3, flower, L.S. ; 4, dehisced fruit. (1-3, *MacKee 42333* ; 4, *Jaffré 2604*).

Tristaniopsis yateensis Dawson, *sp. nov.* — Pl. 6.

Frutex vel arbor parva ; foliis coriaceis ellipticis vel obovatis 9-13 × 3.5-5.5 mm, apicibus rotundatis, infra confertim pubescentibus ; inflorescentiis 7-10 mm longis, floribus usque ad 3 ; petalis ca. 1 mm latis ; staminibus binatis ad 0.6 mm longis ; fructu ca. 2.5 mm alto et 1.75 mm lato.

TYPUS : *MacKee 42352* (holo-, P).

Shrub, 2-3 m, dense and rounded, sometimes a small tree up to 6 m ; young stems with a dense, short, greyish pubescence, long persistent ; older stems with pale brown fibrous bark separating in irregular strips. Petioles 1.5-3 × 1 mm ; lamina coriaceous, elliptic to obovate, 9-13 × 3.5-5.5 mm, with a pubescence like that of the stems when young, becoming glabrous and shining above, remaining densely pubescent below ; tip rounded ; base attenuate ; midrib raised below.

Inflorescences 7-10 mm long, mostly 2-3-flowered in the axils of unreduced leaves ; all inflorescence and flower parts moderately pubescent, except the inner surfaces of the petals, the inner hypanthium and the stamens and style ; peduncle up to 5 × 1 mm ; bracts and bracteoles linear 1-2.5 × 0.5-0.75 mm ; pedicels 1-2 × 0.7 mm ; flowers small ; hypanthium 1-2 mm high × 1-1.5 mm wide ; sepals triangular, acute, 0.5-0.75 high × 1 mm wide ; petals more or less orbicular, 0.6-0.8 mm high × 0.8-1 mm wide, yellow ; stamens yellow, 10, free or slightly fused in pairs ; the upper filament of each pair ca. 0.6 × 0.1 mm, the lower filament ca. 0.2 × 0.1 mm ; anthers ca. 0.25 × 0.2 mm ; ovary superior ca. 1 × 1 mm ; style ca. 0.6 × 0.2 mm ; placenta apical with 3 pendent ovules.

Fruit capsule exserted, glabrescent, ca. 2.5 mm high × 1.75 mm wide ; seeds not seen.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY. — Known from three localities near Yaté in the far south — Creek Pernod, La Madeleine and the hill tops south west of Yaté. In low forest or shrub associations ; 200-250 m.

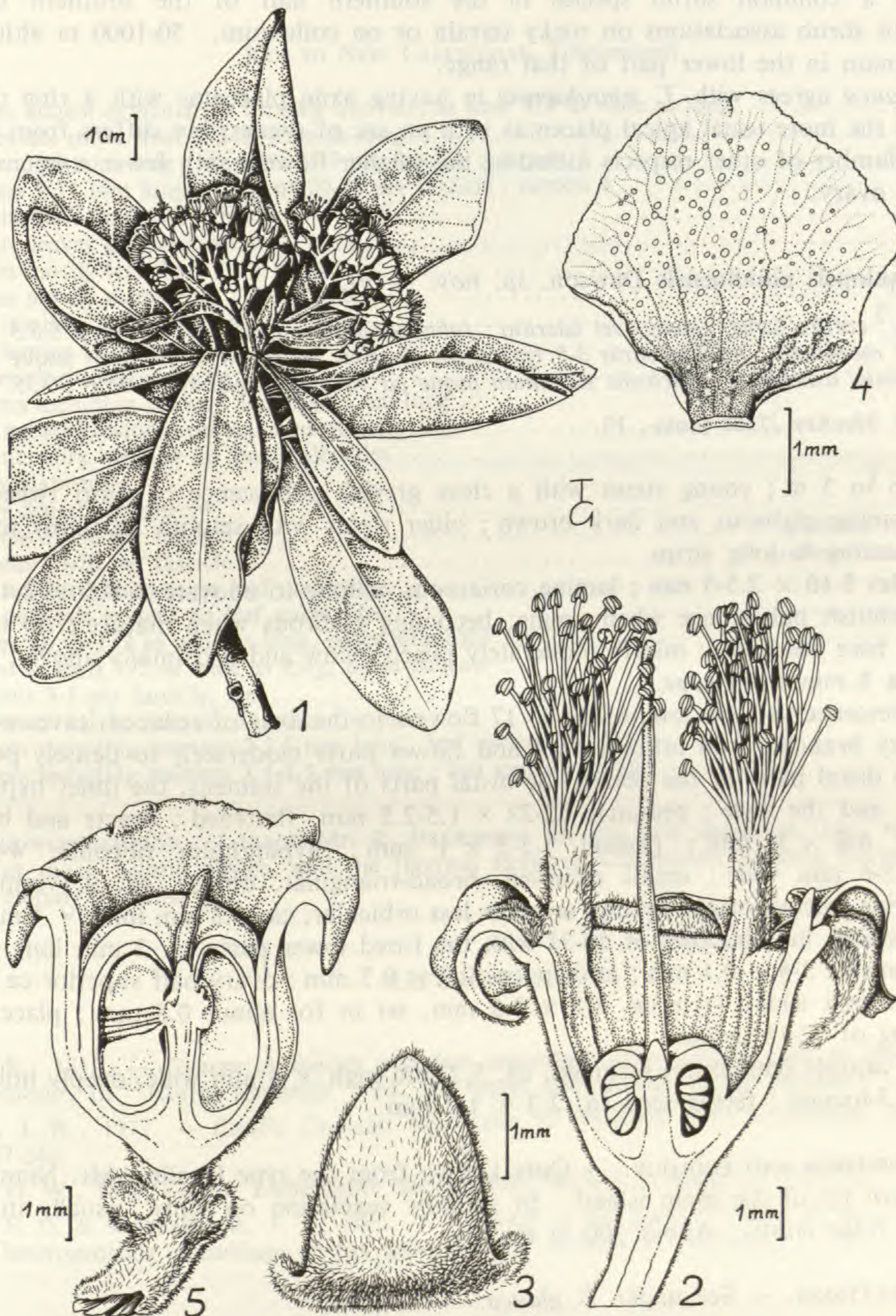
OBSERVATIONS. — The very small flowers with few stamens and the pubescent adult leaves bring this species nearest to *T. minutiflora*. *T. yateensis* differs from the latter in being usually a dense rounded shrub with smaller leaves and fewer, although somewhat larger, flowers and fruits. Its vegetative similarity to *T. calobuxus* may be the reason for it being overlooked until now.

MATERIAL STUDIED : *Jaffré 2484*, Plaine des Lacs : La Madeleine, fr., 12.6.1978 (NOU, P) ; *2604*, Col de Yaté, fl., fr., 20.10.1984 (NOU, P, WELTU) ; *2631*, Col de Yaté, fl., 21.11.1984 (WELTU) ; *MacKee 42333, 42346*, hauteurs de Yaté, 250 m, fl., 14.10.1984, 28.10.1984 (NOU, P, WELTU) ; *42352*, route de Yaté : Creek Pernod, 200 m, fl., 28.10.1984 (NOU, P, WELTU).

Tristaniopsis glauca Brongn. & Gris

Bull. Soc. Bot. Fr. 13 : 471 (1866).
— *Tristania glauca* PANCHER ex BRONGN. & GRIS, *l.c.* : 471 (1866), *pro syn.*
— *Tristania glauca* (BRONGN. & GRIS) NIEDENZU *in* ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. 3 (7) : 89 (1893).

TYPE : *Pancher s.n.* (lecto-, P).



Pl. 7. — **Tristaniopsis ninndoensis** Dawson : **1**, leaves and inflorescences ; **2**, flower, L.S. ; **3**, sepal ; **4**, petal ; **5**, young fruit, L.S. (All *WELTU 12715*).

Quite a common shrub species in the southern half of the southern ultrabasic massif. In shrub associations on rocky terrain or on colluvium. 50-1000 m altitude, but most common in the lower part of that range.

T. glauca agrees with *T. ninndoensis* in having axile placentas with a ring of ovules instead of the more usual apical placentas with an arc of ovules, but differs from that species in a number of other respects including the smaller flowers with fewer stamens and the pubescent ovary.

Tristaniopsis ninndoensis Dawson, *sp. nov.* — Pl. 7.

Frutex ; cortice laeve, cinereo vel lateritio ; foliis coriaceis ellipticis vel obovatis 6-8.5 × 2-4 cm obtusis vel rotundatis ; inflorescentiis 3-5 cm longis, floribus usque ad 17 ; petalis usque ad 4 mm latis ; placentis axillaribus ; fasciculis staminum usque ad 10 mm longis, staminibus 30-35.

TYPE : *MacKee 25588* (holo-, P).

Shrub to 3 m ; young stems with a close greyish pubescence of short twisted hairs, soon becoming glabrous and dark brown ; older stems with smooth pale-grey to reddish bark separating in long strips.

Petioles 5-10 × 2.5-3 mm ; lamina coriaceous, elliptic to obovate, 6-8.5 × 2-4 cm with a dense whitish pubescence when young, becoming glabrous when mature ; tip obtuse to rounded ; base attenuate ; midrib moderately raised below and proximally above ; marginal vein about 1 mm from edge.

Inflorescences 3-5 cm long of up to 17 flowers in the axils of reduced leaves at the tips of ordinary branches ; all inflorescence and flower parts moderately to densely pubescent, except the distal parts of the petals, the distal parts of the stamens, the inner hypanthium, the ovary and the style ; peduncle 12-22 × 1.5-2.5 mm, flattened ; bracts and bracteoles lanceolate 6-8 × 3 mm ; pedicel 1.5-5 × 1 mm ; hypanthium obconic, 4-5.5 mm high × 4.5-6 mm wide ; sepals recurved, broad-triangular, obtuse, ca. 2.7 mm long × 2.2 mm wide ; petals bright yellow, more or less orbicular, ca. 3.8 mm long × 4 mm wide ; stamens yellow, in 5 bundles of 30-35 with the fused lower parts ca. 2 mm long × 1 mm wide ; filaments 3-8 × 0.1 mm ; anthers ca. 0.3 × 0.2 mm ; ovary half superior ca. 2.2 mm high × 2.8 mm wide ; style ca. 8.3 × 0.5 mm, set in for about 0.5 mm ; placenta axile with a ring of 12-15 ovules.

Fruit capsule (immature) included, ca. 5.2 mm high × 4 mm wide, deeply hollowed at the apex, 3-locular ; fertile seed ca. 2.3 × 1.2 mm.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY. — Only known from the type locality, Mt. Ninndo, near the northern tip of the main island. In shrubby vegetation on schist, usually in hollows below the ridge crests. About 300 m altitude.

OBSERVATIONS. — See under *T. glauca*.

MATERIAL STUDIED : *Dawson (WELTU 12715)*, Col d'Arama, 300 m, fl., 14.12.1977 (WELTU) ; *MacKee 25588*, Arama — Mts. Ninndo, 300 m, fl., 22.6.1972 (P, WELTU).

Key to New Caledonian *Tristaniopsis*

1.	Leaves almost orbicular to broadly obovate, at least 3/4 as wide as long	2
	Leaves not more than 2/3 as wide as long	3
2.	Flowers 5-6 mm long ; stamens 8-12 per fascicle ; carpels 3	*T. calobuxus*
	Flowers 9-11 mm long ; stamens 20-26 per fascicle ; carpels 4	*T. jaffrei*
3.	Mature leaves pubescent below	4
	Mature leaves glabrous below	6
4.	Leaves mostly less than 1 cm wide	5
	Leaves mostly more than 1.5 cm wide	*T. polyandra*
5.	Leaf lamina 17-24 mm long	*T. minutiflora*
	Leaf lamina 9-13 mm long	*T. yateensis*
6.	Flowers including stamens 1-2 cm long	7
	Flowers including stamens less than 1 cm long	10
7.	Vein network evident on leaf undersides	*T. reticulata*
	Vein network obscure on leaf undersides	8
8.	Ovary glabrous	*T. ninndoensis*
	Ovary densely pubescent	9
9.	Stamens 15-30 per fascicle	*T. guillainii* var. *guillainii*
	Stamens 50-70 per fascicle	*T. guillainii* var. *balansana*
10.	Vein network obscure on leaf undersides	11
	Vein network evident on leaf undersides	13
11.	Leaves up to 1/3 as wide as long, bases attenuate	*T. glauca*
	Leaves at least 1/2 as wide as long, bases cuneate	12
12.	Stamens 3-5 per fascicle, free	*T. macphersonii*
	Stamens 7-11 per fascicle, fused at the base	*T. capitulata*
13.	Flowers including stamens 2-2.5 mm long ; leaf undersides shiny	*T. lucida*
	Flowers including stamens 3.5-4.5 mm long ; leaf undersides dull	*T. vieillardii*

Acknowledgements : I thank Mr. P. Parkinson for the latin diagnoses, Drs. MacKee and Morat for much helpful advice, and the Internal Research Committee, Victoria University, for a grant to employ an artist.

REFERENCES

Brown, R., 1812. — *Genera et species quaedam plantarum Myrtacearum quae in Horto Kewensi coluntur*. In " Hortus Kewensis ", ed. W. Aiton, edn. 2, Vol. 4, pp. 410-419.

Dawson, J. W., 1977. — Pacific Capsular Myrtaceae 12. Tristania (New Caledonia). *Blumea* 23 : 337-340.

Schott, H. W., 1830. — Für Lieberhaber der Botanik. *Wiener Z. Kunst* 3 : 771-772.

Wilson, P. G. & Waterhouse, J. T., 1982. — A review of the genus Tristania R. Br. (Myrtaceae) : a heterogeneous assemblage of five genera. *Aust. J. Bot.* 30 : 413-446.

KEY TO NEW CALEDONIAN *TRISTANIOPSIS*

1. Leaves whorled or closed to partially clustered, at least 1/4 as wide as long ... 2
   Leaves not more than 1/5 as wide as long ... 3
2. Flowers 4-6 mm long; stamens 9-12 per fascicle; capsules 3 ... *T. calobuxus*
   Flowers 9-11 mm long; stamens 20-25 per fascicle; capsules 4 ... *T.* [illegible]
3. Mature leaves pubescent below ... 4
   Mature leaves glabrous below ... 6
4. Leaves mostly less than 1 cm wide ... 5
   Leaves mostly more than 1.5 cm wide ... *T. guillainii*
5. Leaf blades 17-24 mm long ... *T. minutiflora*
   Leaf blades 9-11 mm long ... *T.* [illegible]
6. Flowers including stamens 1.2-1.5 cm long ... 7
   Flowers including stamens less than 1 cm long ... 10
7. Vein network evident on leaf undersides ... *T. vieillardii*
   Vein network obscure on leaf undersides ... 8
8. Ovary glabrous ... *T. [illegible]*
   Ovary densely pubescent ... 9
9. Stamens 15-30 per fascicle ... *T.* [illegible]
   Stamens 50-70 per fascicle ... *T. polyandra*
10. Vein network obscure on leaf undersides ... 11
    Vein network evident on leaf undersides ... 12
11. Leaves up to 1/3 as wide as long, veins prominent ... *T.* [illegible]
    Leaves at least 1/2 as wide as long, veins obscure ... 12
12. Stamens 2-5 per fascicle, free ... *T.* [illegible]
    Stamens 7-12 per fascicle ... *T.* [illegible]
13. Flowers including stamens 2-2.5 mm long; leaf undersides glaucous ... *T.* [illegible]
    Flowers including stamens 3.5-4.5 mm long; leaf undersides green ... *T.* [illegible]

ACKNOWLEDGMENTS. — I thank Mr. H. S. McKee for the loan of specimens, Mrs. Mackee and Mr. [illegible] for much helpful advice, and the Internal Research Committee, Victoria University, for a grant to employ an artist.

REFERENCES

Brongniart, A. & Gris, A., 1863. — Description de quelques plantes remarquables de la Nouvelle-Calédonie. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris 4: [illegible].

Dawson, J. W., 1972. — Pacific Capsular Myrtaceae 12. Tristania (New Caledonia). Blumea 20: 337-340.

[illegible], H. W., 1936. — The Phytogeography of [illegible]. Blumea 2: [illegible].

[illegible], P. G. & [illegible], J. L., 1962. — A [illegible] of the genus [illegible]. Amer. J. Bot. 39: 437-446.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 195-202.

Aristida longiflora Schumach. et *A. pallida* Steud. (*Gramineae*) : taxa distincts

B. Peyre de Fabrègues

Résumé : L'analyse de certains caractères morphologiques, anatomiques et écologiques, a montré que *Aristida longiflora* Schumach. et *A. pallida* Steud. sont bien deux espèces distinctes.

Summary : The study of certain morphological, anatomical, and ecological characters has shown that *Aristida longiflora* Schumach. and *A. pallida* Steud. are two distinct species.

Bernard Peyre de Fabrègues, Institut d'Élevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux, 10, rue Pierre Curie, 94704 Maisons-Alfort Cedex, France.

Aristida longiflora fut décrit en 1827 par Schumacher sur des échantillons en provenance d'une région située à l'emplacement de l'actuel Ghana. *A. pallida* fut décrit postérieurement, en 1854, d'après une récolte effectuée en Nubie.

Dans la monographie du genre, parue de 1929 à 1933 et due à Henrard, les deux espèces sont bien distinguées. Mais, dans la seconde édition de la « Flora of West Tropical Africa » W. D. Clayton traite ces deux espèces en tant que simples synonymes d'*Aristida sieberana* Trin., binôm prioritaire puisque datant de 1821 et représentant pour Henrard une troisième espèce distincte.

1. LES CARACTÈRES DISTINCTIFS DE *A. LONGIFLORA* ET *A. PALLIDA* D'APRÈS LA MONOGRAPHIE DE HENRARD

Dans sa monographie des *Aristida*, Henrard passe en revue un très grand nombre des caractères morphologiques qui pourraient permettre de distinguer les deux taxons. Cependant, la variabilité de nombre de ces caractères et leurs analogies étroites ajoutées au fait que leurs plages de variations se recouvrent souvent, rendent hasardeuse la détermination spécifique à partir d'échantillons d'herbier.

2. LES CARACTÈRES DISTINCTIFS DE *A. LONGIFLORA* ET *A. PALLIDA* D'APRÈS NOS OBSERVATIONS PERSONNELLES AU NIGER

Les caractères floraux retenus par Henrard ne sont pas remis en cause mais ne sont pas utilisables pour distinguer sans risque de confusion les deux taxons, en particulier sur le terrain. Au contraire, certains caractères morphologiques et anatomiques, observables sur échantillon frais, nous ont paru aisés à utiliser.

a) Caractères morphologiques

Sur le terrain, même quand elles se côtoient, les deux espèces se distinguent sans hésitation par des caractères morphologiques qui, malheureusement, ne sont plus guère apparents, pour la plupart, sur des échantillons d'herbier obligatoirement desséchés et parfois incomplets. Ainsi, physionomiquement sur le terrain, ressortent en premier, la couleur, la hauteur et la densité de la silhouette des touffes avec le nombre de thalles et de ramifications de chaumes. En outre, ces caractères macro-morphologiques accompagnent le plus souvent des critères stationnels car les deux plantes se succèdent au long du gradient climatique (direction sud-nord au Niger) et ne se côtoient que sur une étroite bande territoriale.

Pour des populations échantillonnées en septembre 1982, dans le département de Zinder, entre les latitudes 13°30′ N et 15°30′ N et les méridiens 9° et 10° E, toujours sur sols dunaires, quelques observations de la densité des touffes, du nombre de thalles fertiles et de la hauteur moyenne des chaumes avec racèmes, donnent les valeurs indiquées dans les tableaux 1 et 2.

En résumé les caractères macro-morphologiques qui permettent une première séparation au « rang spécifique » sont les suivants :

	A. longiflora Schumach.	*A. pallida* Steud.
Couleur à maturité	Glauque, souvent bleuté	Jaune doré
Hauteur à l'épiaison	65 à 150 cm	40 à 90 cm
Densité des touffes âgées	20 à 60 thalles/touffe	20 à 100 thalles/touffe
Ramification des chaumes fertiles	30 à 65 % des chaumes fertiles ne sont pas ramifiés	6 à 35 % des chaumes fertiles ne sont pas ramifiés
Épiderme des tiges	Entre-nœuds rugueux	Entre-nœuds lisses

Afin d'appuyer ces observations sur d'éventuels caractères caryologiques des tentatives d'établissement de caryogrammes de ces deux taxons ont été faites.

Après avoir tenté sans succès d'opérer sur des méristèmes racinaires prélevés sur le terrain, sur des plantes en vie active, les observations ont été faites sur des méristèmes obtenus par la germination de graines récoltées au Niger en septembre 1981. Les chromosomes sont très nombreux (entre 60 et 120 probablement), petits et agglutinés. Leur comptage n'a pas été possible avec les techniques dont nous disposions, ni, a fortiori l'identification des paires.

b) Caractères anatomiques (Pl. 1 et 2)

La présence ou l'absence de rugosité des entre-nœuds, visible sur les échantillons conservés en herbier, nous a paru comme le caractère à la fois aisément observable et fiable pour séparer les deux taxons. Les photographies de l'épiderme de l'entre-nœud montrent que

TABLEAU 1

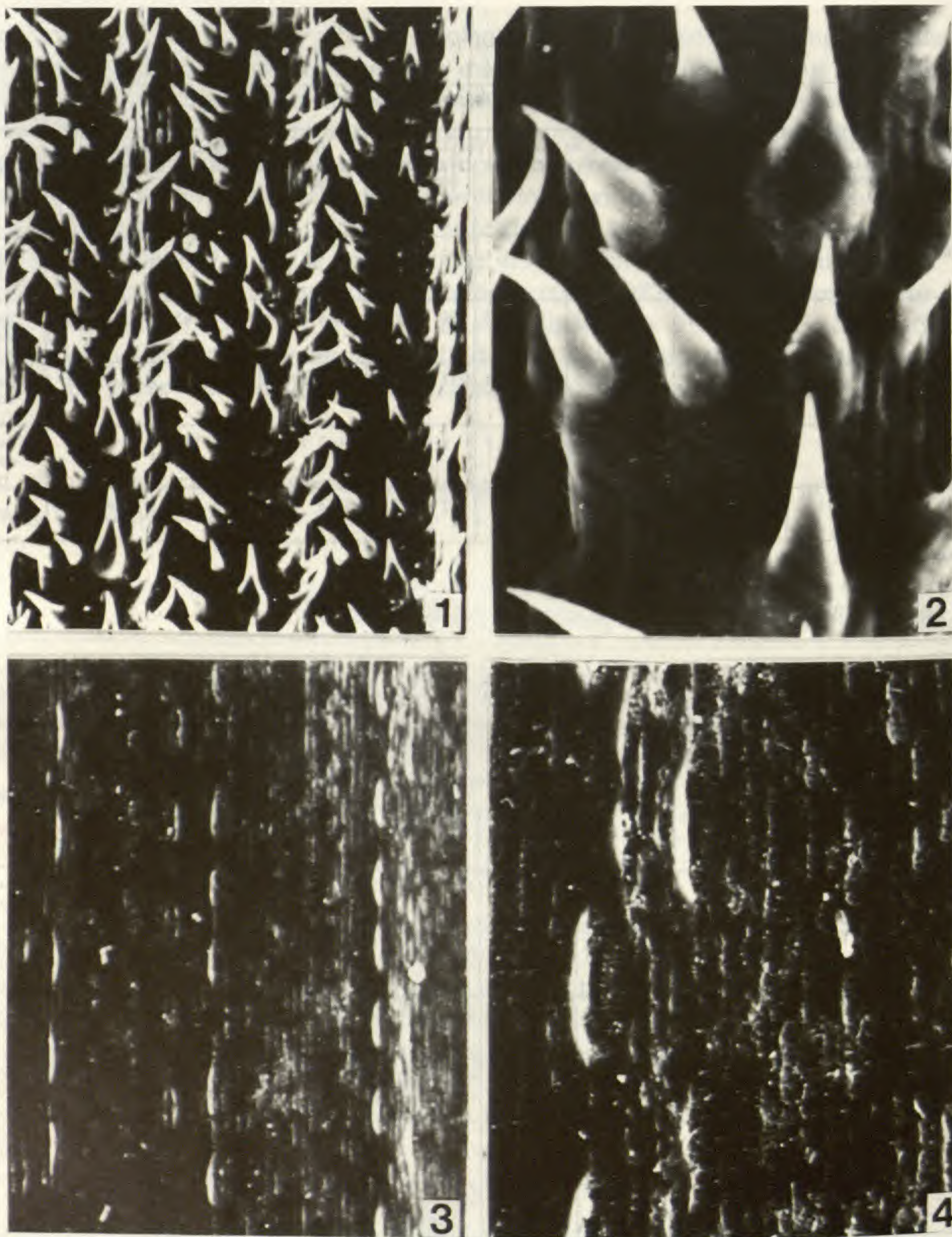
Lieu et date de récolte	*ARISTIDA PALLIDA*											
	Nbre de touffes prélevées	Nbre de thalles par touffe	Nbre de thalles fertiles à						Hauteur moyenne des chaumes avec racèmes (en cm) si :			Couleur
			1 racème		2 racèmes		3 racèmes et plus		1 racème	2 racèmes	3 racèmes et plus	
			n	%	n	%	n	%				
Daoutchia Nord 14.09.82	4	95,5	124	32,8	62	16,4	192	50,8	40 à 75	40 à 80	40 à 80	Jaune doré
Tedjira Targass 14.09.82	3	84,3	31	12,2	17	6,7	205	81,2	40 à 80	45 à 85	45 à 85	Jaune doré
In Tcheriktène 15.09.82	3	69,3	26	12,5	35	16,8	147	70,7	45 à 70	50 à 90	50 à 90	Jaune doré
Koutchika * 18.09.82	1	17	1	5,9	7	41,2	9	53	60 à 120	60 à 120	60 à 120	Jaune doré
Moyenne	(11)	78,2	61		37		167		43 à 79	46 à 88	46 à 88	

* le seul dans la zone à *Aristida longiflora*

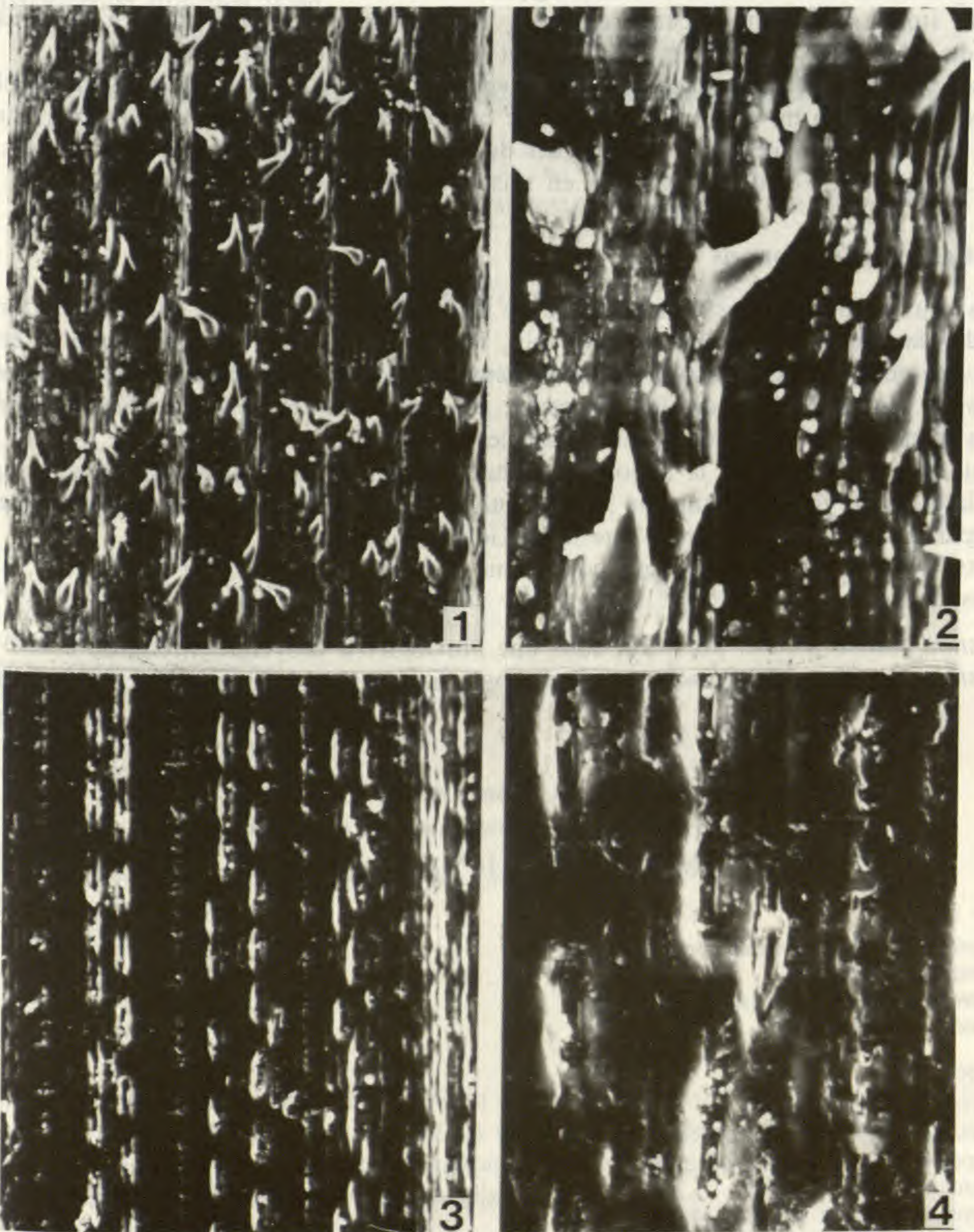
TABLEAU 2

Lieu et date de récolte	*ARISTIDA LONGIFLORA*											
	Nbre de touffes prélevées	Nbre de thalles par touffe	Nbre de thalles fertiles à						Hauteur moyenne des chaumes avec racèmes (en cm) si :			Couleur
			1 racème		2 racèmes		3 racèmes et plus		1 racème	2 racèmes	3 racèmes et plus	
			n	%	n	%	n	%				
Koutchika 18.09.82	10	23,6	103	43,6	40	16,9	93	39,4	65 à 130	80 à 140	80 à 140	glauque bleuté
Koutchika 18.09.82	3	46,3	42	30,2	35	25,2	62	44,6	60 à 180	50 à 160	50 à 180	glauque bleuté
Koutchika 18.09.82	1	45	15	33,3	4	8,9	26	57,8	70 à 115	80 à 120	70 à 150	glauque bleuté
Koutchika 18.09.82	1	60	27	45	13	21,7	20	33,3	70 à 130	70 à 130	70 à 130	glauque bleuté
Daoutchia Sud * 20.09.82	1	19	12	63,1	7	36,8	0		100 à 140	100 à 140	-	glauque bleuté
Moyenne	(16)	31,2	75		33		78		66 à 139	75 à 142	73 à 148	

* le seul dans la zone à *Aristida pallida*



Pl. 1. — Épiderme des entre-nœuds : **1, 2, Aristida pallida** × 100 et × 300 (*Kotshy 55*, Sudan, type, P) ; **3, 4, A. longiflora** × 100 et × 300 (*Chevalier 43172*).



Pl. 2. — Épiderme des entre-nœuds : **1, 2, Aristida pallida** × 100 et × 300 (spécimen du Niger) ; **3, 4, A. longiflora** × 100 et × 300 (spécimen du Niger).

cette distinction peut être faite sans aucune confusion. Ce caractère s'observe aisément à la loupe binoculaire.

Sur du matériel d'herbier *Aristida longiflora* montre un épiderme strié en long par des lignes de stomates et sans aucune rugosité ; par contre, *A. pallida* montre un épiderme hérissé de poils coniques courbés vers le haut provoquant une forte rugosité.

Les échantillons étudiés au Niger présentent les mêmes caractéristiques : sur les photographies effectuées à mi-hauteur de la tige de plantes en fructification on observe, chez *A. pallida*, la présence de cellules épidermiques développées en piquants antrorses, tandis que, chez *A. longiflora*, l'épiderme est lisse en raison de l'absence de ces formations.

c) Caractères stationnels

Les deux taxons sont psammophiles, avec leur optimum édaphique sur les sols dunaires profonds dans lesquels domine, de très loin, la fraction « sable grossier » (85 % et plus d'après nos analyses). Ils ne sont jamais présents en nombre important sur les sols sableux battants ou limono-sableux des bas de pente, des interdunes et des « plateaux dunaires ».

Les nombreuses observations faites dans les départements de Zinder et de Maradi montrent que dans ce secteur de la région sahélienne, les deux taxons ne se mêlent que sur une frange latitudinale ne dépassant pas 50 km, qui peut être représentée par une bande territoriale répartie de part et d'autre d'une ligne Gouré-Dakoro.

Cette ligne Gouré-Dakoro, qui correspond à la pluviométrie 250 à 300 mm, sépare donc les deux aires, avec :

— *Aristida pallida* Steud., au Nord, sous une pluviométrie moyenne inférieure à 300 mm ;
— *Aristida longiflora* Schumach., au Sud, sous une pluviométrie supérieure à 300 mm.

EXEMPLE DE RELEVÉ DE LA COMMUNAUTÉ À ARISTIDA PALLIDA

Kirkimé, 14.9.1982, 14°51′ N — 9°59′ E

	Abondance relative
Ligneux :	
Leptadenia pyrotechnica (Forsk.) Decne.	4
Salvadora persica L.	1
Commiphora africana (A. Rich.) Engl.	+
Acacia raddiana Savi	+
Herbacées :	
Aristida pallida Steud.	1
Aristida mutabilis Trin. & Rupr.	3
Cyperus conglomeratus Rottb.	1
Cenchrus biflorus Roxb.	1
Cenchrus prieurii (Kunth) Maire	+
Panicum turgidum Forsk.	+
Aristida adscensionis L.	+
Schoenefeldia gracilis Kunth	+
Chloris virgata Sw.	+
Brachiaria distichophylla (Trin.) Stapf	+

Aristida funiculata Trin. & Rupr.	1
Tragus racemosus (L.) All.	2
Stipagrostis uniplumis (Licht.) De Winter	+
Heliotropium strigosum Willd.	+
Tribulus terrestris L.	+

Avec une production de biomasse herbacée de 300 à 400 kg/ha de matière sèche.

Exemple de relevé de la communauté à Aristida longiflora

Koutchika, 18.9.1982, 13°25′ N — 9°02′ E

Ligneux :	Abondance relative
Sclerocarya birrea (Rich.) Hochst.	1
Acacia albida Del.	3
Tamarindus indica L.	+
Piliostigma reticulatum (DC.) Hochst.	3
Annona arenaria Thonn.	+
Guiera senegalensis Lam.	1
Herbacées :	
Aristida longiflora Schum. & Thonn.	4
Andropogon gayanus Kunth	3
Aristida mutabilis Trin. & Rupr.	5
Striga senegalensis Benth.	+
Tephrosia gracilipes Guill. & Perr.	+
Hibiscus diversifolius Jacq.	+
Sesamum alatum Rhonn.	+
Cenchrus biflorus Roxb.	3
Cenchrus prieurii (Kunth) Maire	1
Chrozophora senegalensis (Lam.) Juss. ex Spreng.	+
Monechma hispidum Hochst.	+
Alysicarpus ovalifolius (Schum. & Thonn.) Léonard	+
Hibiscus sabdarrifa L.	+
Aristida stipoides Lam.	+

3. CONCLUSIONS

Il nous semble donc nécessaire de revenir sur la position adoptée par Clayton (1972) et de considérer indépendamment de l'existence possible d'*Aristida sieberana* Trin., deux entités taxonomiques distinctes, *Aristida longiflora* Schumach. et *Aristida pallida* Steud., sur la base de caractères morphologiques différenciels. Parmi ceux-ci, on peut retenir :

Couleur :

— Jaune doré.. *A. pallida*
— Glauque bleuté.. *A. longiflora*

Physionomie des touffes :

— Très denses, inférieures à 100 cm en épiaison. Chaumes très ramifiés et intriqués...... *A. pallida*

— Peu denses, dépassant 100 cm en épiaison. Chaumes peu ramifiés, bien séparés......... *A. longiflora*

Épiderme des entre-nœuds :

— Nettement rugueux du fait de la présence de cellules épidermiques développées en piquants antrorses (bien visibles à la loupe binoculaire) ; la densité de ces éléments peut être variable.. *A. pallida*

— Lisses (à toucher « savonneux ») en raison de l'absence des formations épidermiques décrites ci-dessus.. *A. longiflora*

Remerciements : Les photographies qui illustrent ce travail ont été réalisées par Madame ROCHE, assistante au Laboratoire de Biologie végétale dirigé par Monsieur le Professeur A. LACOSTE (Université d'Orsay) ; nous les en remercions vivement.

BIBLIOGRAPHIE

HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., 1972. — *Flora of West Tropical Africa*, éd. 2, 3 (2), 1 vol., pp. 277-574.

HENRARD, J. Th., 1929-33. — A monograph of the genus Aristida. *Med. Rijks Herbarium Leiden* 58 (1929) ; 58a (1932), 52b (1933).

PEYRE DE FABRÈGUES, B. & LEBRUN, J.-P., 1976. — *Catalogue des plantes vasculaires du Niger*, Étude Botanique n° 3, Institut d'Élevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux, Maisons-Alfort.

SCHUMACHER, F. C., 1827. — *Beskrivelse af Guineiske Planter... Kiöbenhaven.*

STEUDEL, E., 1854. — *Synopsis plantarum glumacearum*, vol. 1, Stuttgart.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 2 : 203-210.

On foliar sclereids in the tribe *Peniantheae* of the *Menispermaceae*

T. A. RAO & P. NAYAK

Summary : The leaf sclereids of the species of *Penianthus* and *Sphenocentrum* are described. The vegetative features found to be of use in a key to the genera and species are : types and mode of branching of sclereids ; outline midrib and thickness (width) of lamina as seen in transections. These features provide a good diagnostic character and are suggestive of the naturalness of the tribe *Peniantheae,* and at the same time separation into distinct species not so far made apparent by anatomical study.

Résumé : Description des sclérites observées dans les feuilles de *Penianthus* et de *Sphenocentrum.* Les caractères végétatifs qui se sont révélés utiles pour établir la clé des genres et des espèces sont : types et mode de ramification des sclérites ; forme de la nervure médiane et épaisseur du limbe en coupe transversale. Ces caractères fournissent de bons critères de détermination et suggèrent que la tribu des *Peniantheae* constitue un groupe naturel ; ils permettent aussi la distinction d'espèces que l'étude anatomique n'avait pas, jusqu'à maintenant, permis de mettre en évidence.

T. Ananda Rao & Poornima Nayak, Department of Botany, Bangalore University, Bangalore 560 056, India.

Currently the bulk data of leaf sclereids have been mostly retrieved from the old literatures, review articles and plant anatomical texts (SOLEREDER, 1908 ; METCALFE & CHALK, 1956 ; NAPP ZINN, 1973 ; RAO & BHATTACHARYA, 1978 ; RAO & DAS, 1979). Consequent to the advent of clearing techniques, it is often felt that many of the citations from the old literature need to be examined afresh for a clearer picture of the sclereid typology, location and their patterns of distribution. An example to illustrate this point of view is the reported occurrence of lobed sac-like sclereids in leaves of *Heptacyclum zenkeri* Engl. (= *Penianthus zenkeri* (Engl.) Diels) (SOLEREDER, 1908). On reexamination of the leaves of this plant, contrary to the earlier descriptions of leaf sclereids only columnar ramiform sclereids were observed prominently interspersed in the mesophyll. Attention is therefore turned to all the other taxa belonging to the tribe *Penianthea*e, namely *Penianthus* with four species and *Sphenocentrum* with one species to investigate the mesophyll features in respect of sclereids. It was found that columnar sclereids were present in all the below listed specimens which led us to evaluate their role as a safe criterion in the identification of species.

MATERIALS AND METHODS

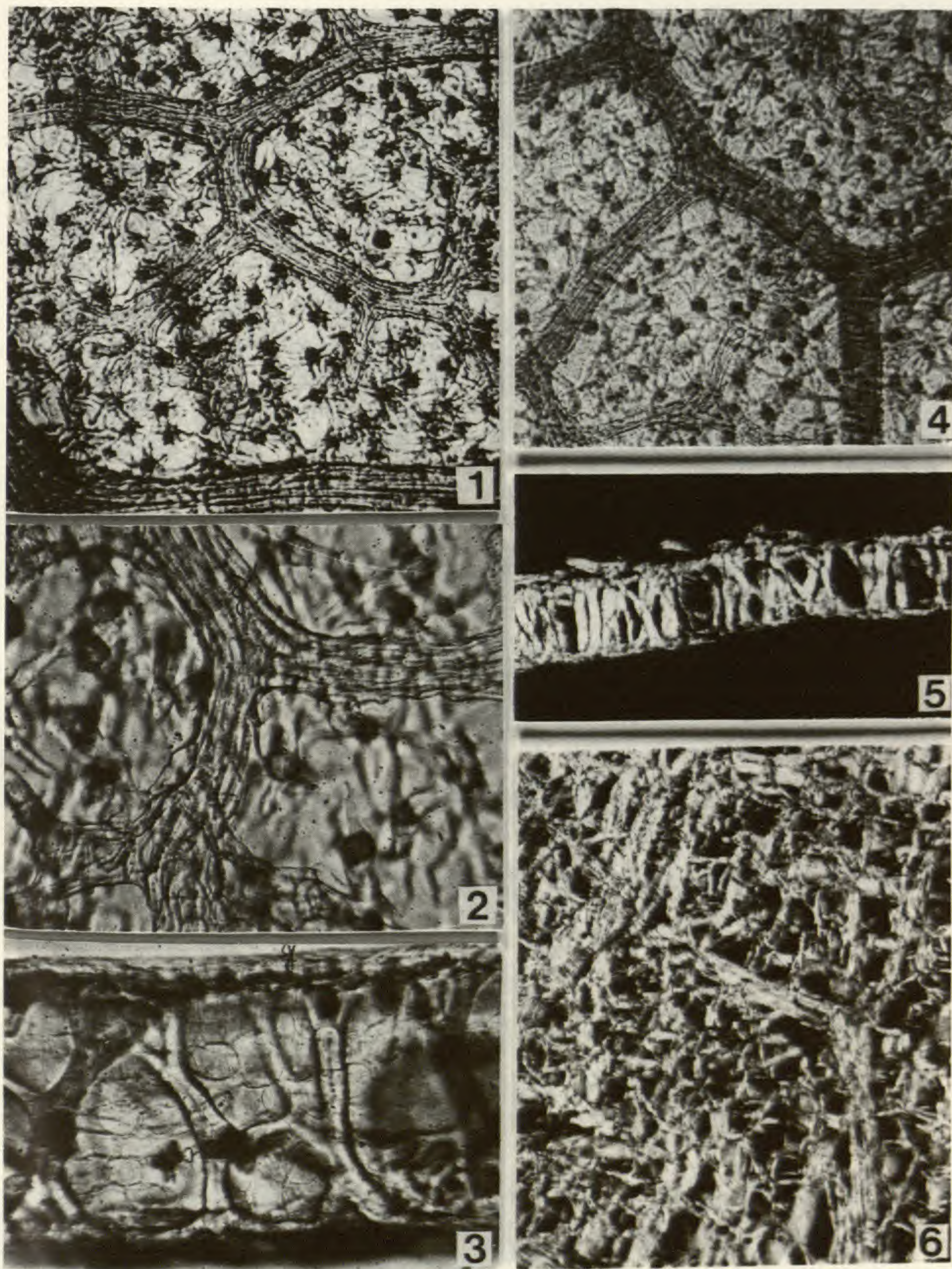
Penianthus camerounensis Dekker : *Keay & Russel 28530*, Cameroun (P). — **P. longifolius** Miers : *Bos 3303*, Cameroun (WAG) ; *Bos 5200*, Cameroun (WAG) ; *J. J. E. E. de Wilde 8097 A*, Cameroun (WAG) ; *Doyle de Key s.n.*, Cameroun, 1982 (P) ; *Leeuwenberg 6621*, Cameroun (WAG) ; *Van der Burg 37*, Cameroun (WAG). — **P. patulinervis** Hutch. & Dalz. : *Beentje 208, 215, 417*, Ivory Coast (WAG) ; *Chevalier 15507*, Ivory Coast (P) ; *Leeuwenberg 4481*, Ivory Coast (WAG) ; *Oldeman 119*, Ivory Coast (WAG) ; *Van der Burg 539, 590*, Ivory Coast (WAG). — **P. zenkeri** (Engl.) Diels : *Breteler 2651* (female), *2663* (male), Cameroun (WAG) ; *Bos 6893*, Cameroun (WAG) ; *W. J. J. O. de Wilde & B. E. E. de Wilde 8171c*, Cameroun (WAG) ; *Zenker 1904*, Cameroun (P). — **Sphenocentrum jollyanum** Pierre : *Chevalier 22743*, Benin (P).

Leaves were cleared by the modified technique of trichloroacetic acid — phenol method as outlined in a recent paper (RAO et al., 1983). Transections were cut near the cuneate base of lamina to depict the midrib outline in the different species. Sclereids were isolated after masceration and categorised according to their morphological features (RAO & BHUPAL, 1973).

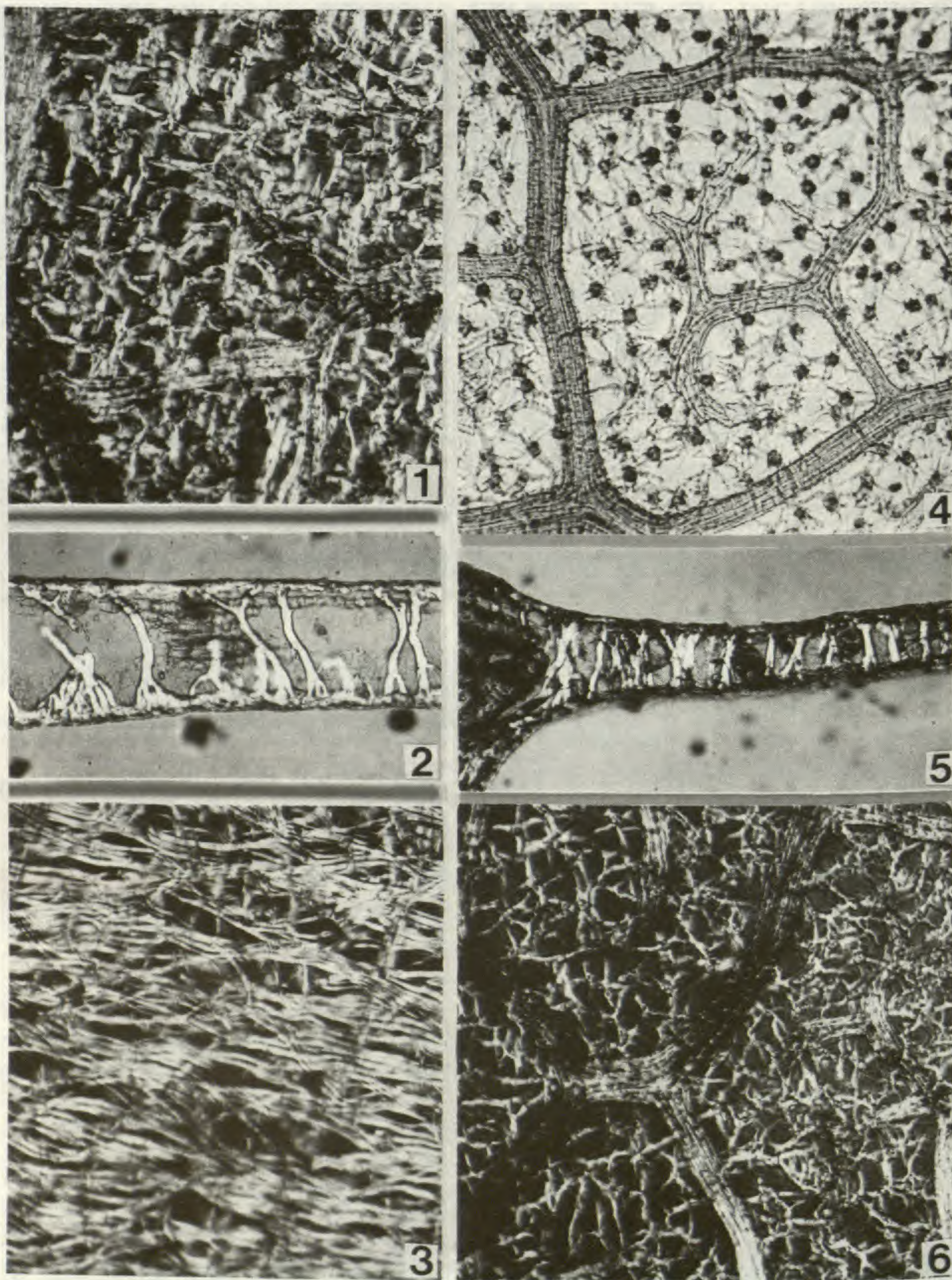
RESULTS

This study of the cleared leaves, hand sections and masceration revealed the constancy of diffuse columnar sclereids of three types : those with columnar ramiform type as in *P. camerounensis* (Pl. 3, *2*) and *Sphenocentrum jollyanum* (Pl. 1, *5* ; 3, *5*) ; those with columnar filiform type as in *P. longifolius* (Pl. 2, *2* ; 3, *1*), and those with columnar polymorphic type as in *P. patulinervis* (Pl. 2, *5* ; 3, *4*) and *P. zenkeri* (Pl. 1, *3* ; 3, *3*).

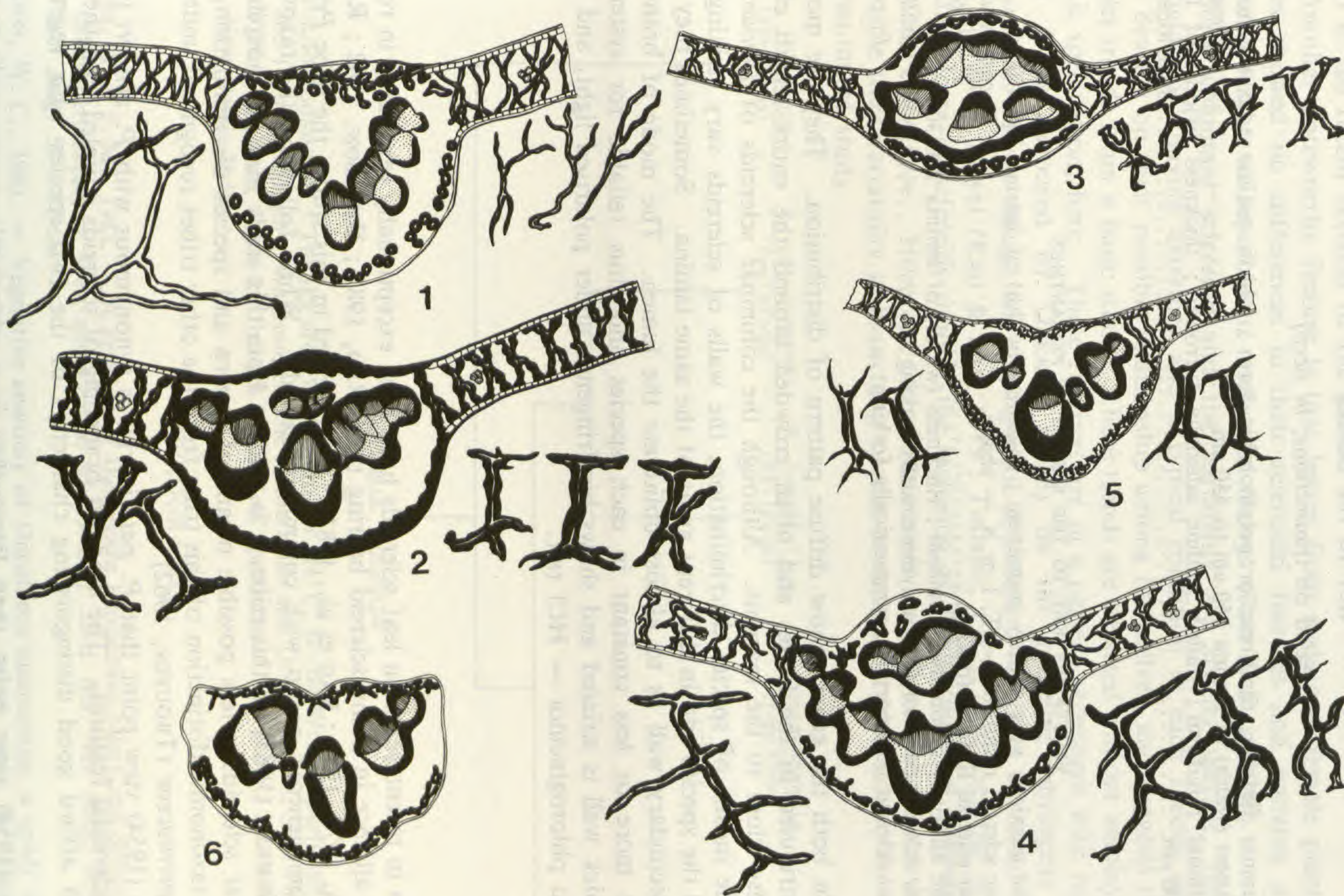
Another striking feature of these columnar sclereids is the differential pattern of their appearance from the adaxial and abaxial surfaces. In cleared leaves observed from adaxial surface the columnar sclereids appear more or less polk dotted with radiating arms of varied length as in *P. camerounensis* (Pl. 2, *4*), *P. zenkeri* (Pl. 1, *1*, *2*), and *Sphenocentrum jollyanum* (Pl. 1, *4*). In contrast the abaxial surfaces of *P. camerounensis* (Pl. 2, *6*) and *S. jollyanum* (Pl. 1, *6*) show stellar to dendric branches of the columnar sclereids beneath the epidermal layers. This differential pattern of appearance of sclereids is very striking in the leaves of *P. longifolius*. As viewed from the adaxial surface the branch system of columnar filiform sclereids collectively resemble a mesh work (Pl. 2, *1*). In contrast from the abaxial surface collectively they form a loosely packed strand of filiform or fibre-like branches, and extend horizontally beneath the epidermis (Pl. 2, *3*). Thus, the typological features and the ramifications of sclereids seem to follow more or less a fixed pattern to a certain extent and has proved to be of taxanomic value, especially in comparisons. These features are utilised as key characters along with transectional midrib outline at the cuneate base of each species in preparing a vegetative key at generic and species levels.



Pl. 1. — Cleared leaf sectors. **Penianthus zenkeri** (Engl.) Diels : **1**, adaxial surface × 25 ; **2**, abaxial surface × 50 ; **3**, transverse section × 50. (*Breteler 2663*, ♂, WAG). — **Sphenocentrum jollyanum** Pierre : **4**, adaxial surface × 25 ; **5**, transverse section under polarised light × 25 ; **6**, abaxial surface under polarised light × 25. (*Chevalier 22743*, P).



Pl. 2. — Cleared leaf sectors. **Penianthus longifolius** Miers (under polarised light) : **1**, adaxial surface × 25 ; **2**, transverse section × 50 ; **3**, abaxial surface × 25. (*Bos 5200*, WAG). — **P. camerounensis** Dekker : **4**, adaxial surface × 25 ; **6**, abaxial surface under polarised light × 25. (*Keay & Russel 28530*, P). — **P. patulinervis** Hutch. & Dalz. : **5**, transverse section × 25. (*Olderman 119*, WAG).



Pl. 3. — Transverse sections of leaves : **1, Penianthus longifolius** (*Bos 5200*, WAG) ; **2, P. camerounensis** (*Keay & Russel 28530*, P) ; **3, P. zenkeri** (*Breteler 2663*, WAG) ; **4, P. patulinervis** (*Olderman 119*, WAG) ; **5, Sphenocentrum jollyanum** (*Chevalier 22743*, P). — T.S. of petiole : **6, S. jollyanum** (*Chevalier 22743*, P).

Key to the genera

(Based on transections, *in sicco*)

1 . Sclereid columnar filiform, ramiform or polymorphic form ; midrib outline adaxially not furrowed ; thickness (width) of lamina 150 μm to 450 μm. . . . . *Penianthus*
1′. Sclereid columnar ramiform ; midrib outline adaxially furrowed ; thickness (width) of lamina 180 μm to 200 μm. . . . . *Sphenocentrum*

Vegetative key to the species of penianthus

1. Midrib outline adaxially very slightly prominent ; thickness (width) of lamina 300-450 μm.
   2. Columnar sclereid ramiform — T, I or X — shape. . . . . *P. camerounensis*
   2′. Columnar sclereid filiform-forking. . . . . *P. longifolius*
1′. Midrib outline adaxially gradually prominent ; thickness (width) of lamina 200-300 μm.
   3. Columnar sclereid polymorphic, unsymmetrically forking. *P. patulinervis*
   3′. Columnar sclereid polymorphic, symmetrically forking. . . . . *P. zenkeri*

Sclereids in both the genera show diffuse pattern of distribution. They are more or less evenly distributed in the leaves and often crowded around the entire length of the midrib, and also close to the margins. Although the columnar sclereids of *Peniantheae* offer a possible means of species discrimination, the walls of sclereids vary strikingly in thickness in all the species and in different areas of the same lamina. Sometimes they have a very thick secondary wall as to almost obliterate the lumen. The mode of branching appears to be more or less constant in each species and thus reliable for systematic study. The thick wall is striated and shows birefringence under polarised light, and positive reaction to phloroglucinol — HCl test.

DISCUSSION

Researches in recent years on leaf sclereids have been exceptionally rewarding in revealing taxonomic alliance in many sclereid bearing taxa (Rao, 1981 ; Dickison, 1982 ; Rao & Bhattacharya, 1977, 1978 ; Rao et al., 1983). As revealed in this study, the tribe *Peniantheae* forms homogeneous group with columnar sclereids. While following the taxonomy presented by Dekker (1983) on this tribe, it is evident from this study that the morphology of the columnar sclereids offers possible means of genera and species discrimination, and strengthen the taxonomic distinction of this tribe from the other tribes recognised under the African *Menispermaceae* (Troupin, 1962).

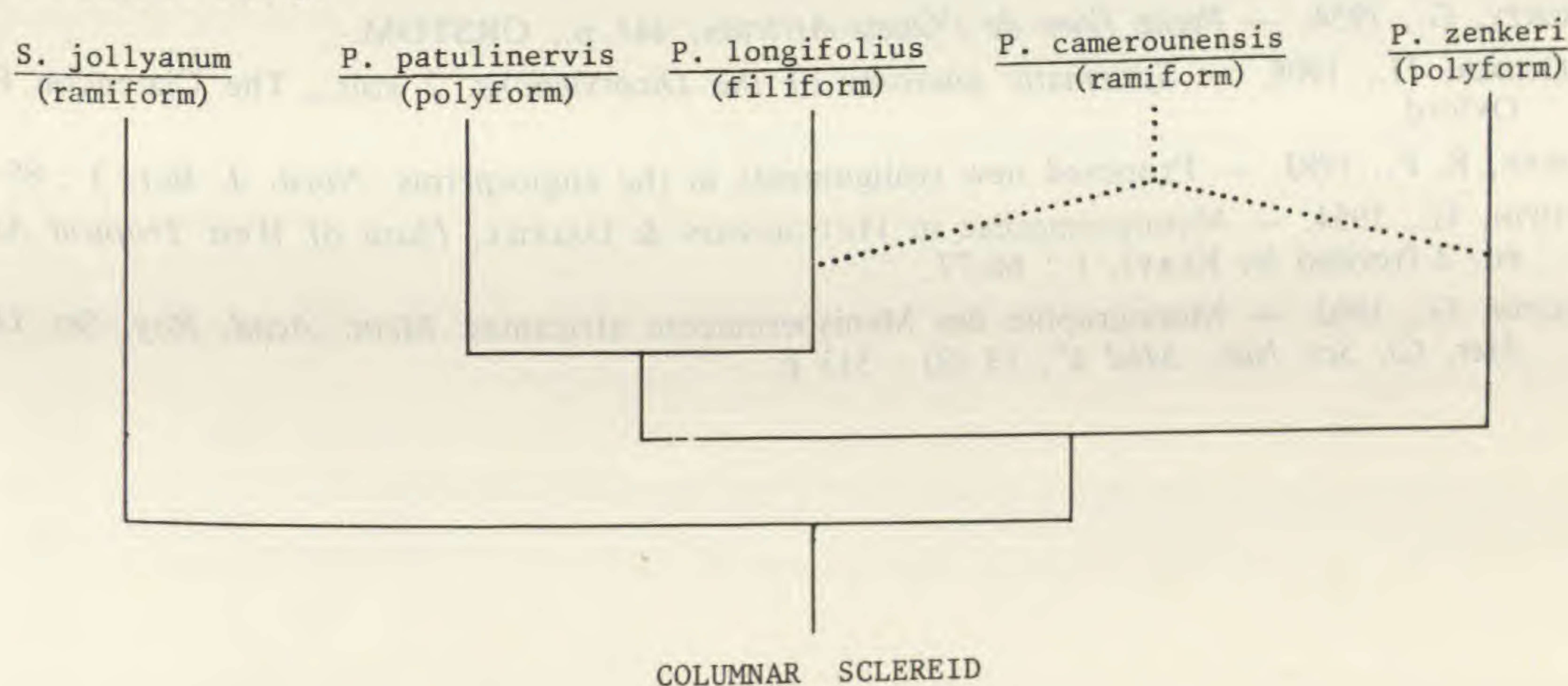
Troupin's (1954) view point that *P. patulinervis* is synonymous with *P. zenkeri* is not supported by sclereidal features. The mode of branching of sclereids coupled with the outlines of midrib afford good distinguishing characters of the two species with vegetative material.

Roberty's (1954) view point that *Penianthus* is a monotypic genus with a single variable species, namely *P. longifolius* is examined in the light of the sclereid data, obtained

in this study. It is evident that anatomical features especially the sclereids and the midrib outline are sufficiently varied to warrant the species distinction as outlined by DEKKER (1983) in the recent revision of the genus.

Another noteworthy feature is that leaves from male and female plants of the same species showed no differences in their sclereidal features and patterns of distribution. A similar feature is reported in respect of *Garrya* (RAO & DAS, 1980).

Since columnar sclereids and the variability are species specific, their study as a "population" having extremes and a typical condition in each species appears to have some bearing on their possible relationship among themselves, and suggests the existence of parallel trends from a basic stock. These trends are depicted without employing any phylogenetic speculation, here. These findings are in a perfect agreement with respect to cladogram A as favoured by DEKKER (1983) on the probable phylogeny in the tribe *Penianthea*e. Even though any phylogenetic speculation based on sclereidal features do not seem warranted as yet (RAO & DAS, 1979 ; THORNE, 1982), it is tempting to speculate that columnar form of sclereids support the inclusion of *Penianthus* and *Sphenocentrum* under the tribe *Penianthea*e. However, their constancy is suggestive of their close link, and at the same time their variability in branching system to their separation not so far made apparent by anatomical study.



ACKNOLEDGEMENTS : Thanks are extended to Dr. H. C. D. DE WIT, Department of Plant Taxonomy and Plant Geography, Wageningen, the Netherlands and Dr. N. HALLÉ, Sous-Directeur, Laboratoire de Phanérogamie, Paris for the gift of the leaf specimens. The project has been funded by the UGC, New Delhi, India.

BIBLIOGRAPHY

DEKKER, A. J. F. M., 1983. — A revision of the genera Penianthus Miers and Sphenocentrum Pierre (Menispermaceae) of West and Central Africa. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg., Bull. Nat. Plantentuin Belg.* 53 : 17-66.

DICKISON, W. C., 1982. — Vegetative anatomy of Oncotheca macrocarpa, a newly described species of Oncothecaceae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., sect. B, *Adansonia* 4 (3-4) : 177-181.

METCALFE, C. R. & CHALK, L., 1956. — *Anatomy of the Dicotyledons*, 2 vols., The Clarendon Press, Oxford.

NAPP ZINN, K., 1973. — *Anatomie der Blattes II. Blattenanatomic der angiosperms*, Berlin.

RAO, T. A, 1980. — Aspects and prospects of foliar sclereids in angiosperms. Sym. Vol. : *Current trends in Botanical Research*. Eds. M. NAGARAJ & C. R. MALLIK, Kalyani publications, pp. 67-72.

RAO, T. A. & BHATTACHARYA, J., 1977. — Typology and distributional pattern of foliar sclereids in Plethiandra Hook. f. (Melastomataceae). *Proc. Indian Acad. Sci.*, B, 86 : 45-53.

RAO, T. A. & BHATTACHARYA, J., 1978. — A review of foliar sclereids in angiosperms. *Bull. bot. Surv. India* 20 (1-4) : 91-99.

RAO, T. A. & BHUPAL, O. P., 1973. — Typology of sclereids. *Proc. Indian Acad. Sci.*, B, 77 : 41-55.

RAO, T. A., BREMER, K. & NAIDU, T. R. B., 1983. — Foliar sclereids in Memecylon and Lijndenia (Melastomataceae). *Nord. J. Bot.* 3 : 343-345.

RAO, T. A. & DAS, S., 1979. — Leaf sclereids — Occurrence and distribution in the angiosperms. *Bot. Notiser* 132 : 319-324.

RAO, T. A. & DAS, S., 1980. — Comparative morphology and taxonomic value of foliar sclereids in Garrya Dougl. ex Lindley (Garryaceae). *Proc. Indian Acad. Sci.* (Plant Sci.) 89 : 347-359.

RAO, T. A., CHELUVIAH, M. C. & CHAKRABORTY, S., 1984. — On foliar sclereids in Asteropeia Thou. *Current Sci.* 53 (1) : 45-48.

ROBERTY, G., 1954. — *Petite flore de l'Ouest-Africain*, 441 p., ORSTOM.

SOLEREDER, H., 1908. — *Systematic anatomy of the Dicotyledons*. 2 vols., The Clarendon Press, Oxford.

THORNE, R. F., 1983. — Proposed new realignments in the angiosperms. *Nord. J. Bot.* 3 : 85-118.

TROUPIN, G., 1954. — Menispermaceae in HUTCHINSON & DALZIEL, *Flora of West Tropical Africa*, ed. 2 (revised by KEAY), 1 : 66-77.

TROUPIN, G., 1962. — Monographie des Menispermaceae africaines. *Mem. Acad. Roy. Sci. Outre-Mer, Cl. Sci. Nat., Med* 8°, 13 (2) : 313 p.

Achevé d'imprimer le 30 septembre 1985.

Le Bulletin du 1^er^ trimestre de l'année 1985 a été diffusé le 19 juillet 1985.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 002 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais depuis 1970, surtout, la revue est ouverte aux divers aspects des différentes disciplines.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, fusionnant en 1981 avec Adansonia ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE (BOTANIQUE)

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées.

T. 26. Diptérocarpacées. Taxonomie. Phylogénie. Écologie (Entretiens du Muséum, Paris, 14-17 juin 1977), 1979, 162 p., pl., fig.

T. 27. Palynologie et Climats (Entretiens du Muséum, Paris, 16-18 octobre 1979), 1980, 304 p., pl., fig.

T. 28. Roquebert, M.-F. Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques, 1981, 79 p., pl., fig., 4 tabl.

T. 29. Keddam-Malplanche, M. Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : morphologie et tendances évolutives, 1985, 109 p., 16 pl., fig., 18 tabl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

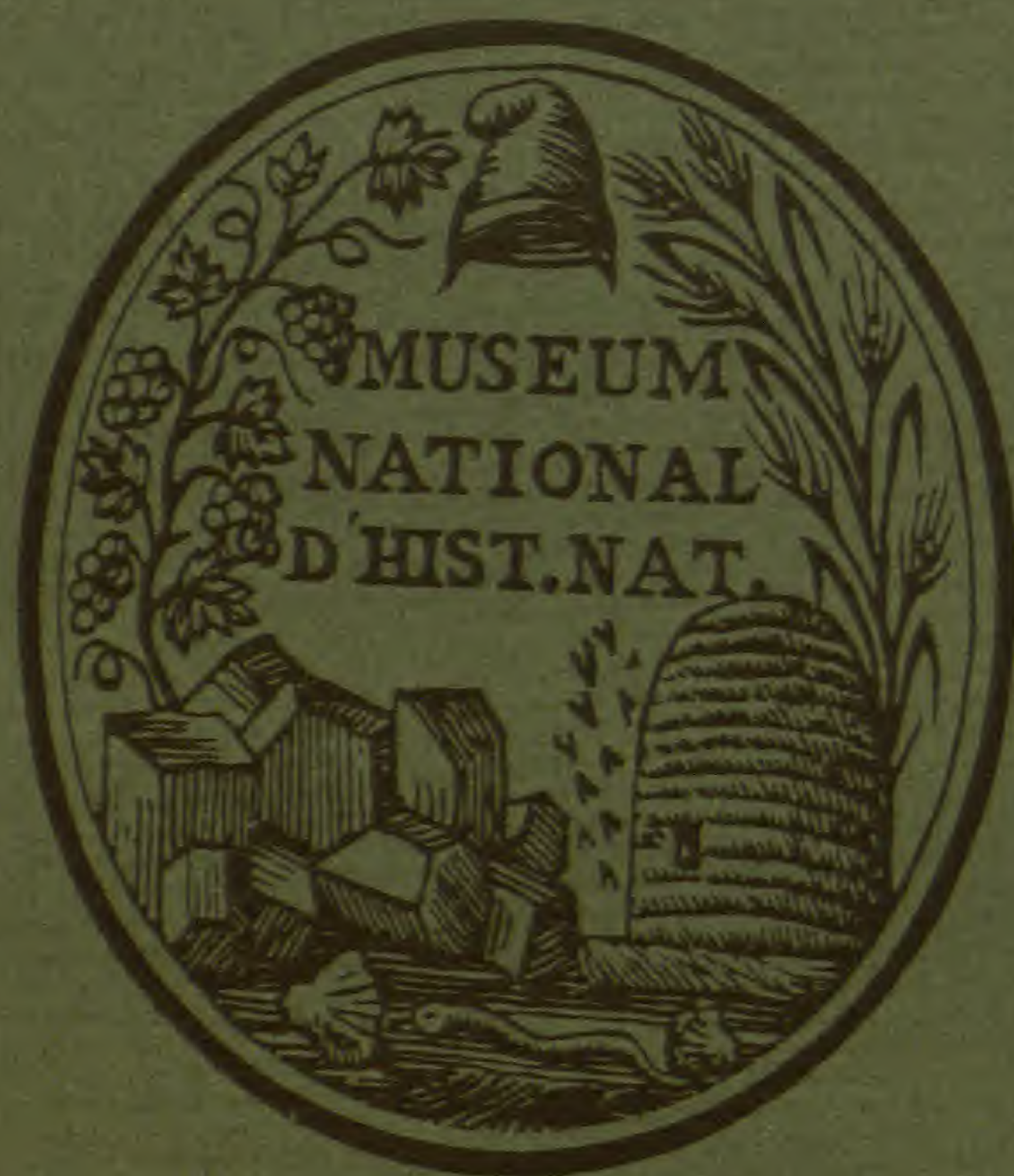
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

— Flore de Madagascar et des Comores, 91 vol. parus.
— Flore du Gabon, 26 vol. parus.
— Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 21 vol. parus.
— Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 14 vol. parus.
— Flore du Cameroun, 27 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 331.35.21).

— Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
— Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
— Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.

ISSN 0240-8937

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique
phytochimie

MISSOURI BOTANICAL
APR 9 1986
GARDEN LIBRARY

4e SERIE T. 7 1985 N° 3

Juillet Septembre 1985

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur J.-F. LEROY, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédaction : J. JÉRÉMIE.

Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc...

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 336.47.25. Ils sont examinés par le Comité de lecture et soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscule, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

ILLUSTRATIONS : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

TIRÉS-à-PART : 50 tirés-à-part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60.

Abonnements pour l'année 1985 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1260 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 780 F.
Section B : Adansonia, botanique : 360 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 250 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 7, 1985, section B, *ADANSONIA*, n° 3.

SOMMAIRE — *CONTENTS*

JÉRÉMIE, J. & JEUNE, B. — Un cas probable de spéciation sympatrique chez Utricularia alpina Jacq. (Lentibulariaceae) aux Petites Antilles. 213

Probable sympatric speciation in Utricularia alpina Jacq. (Lentibulariaceae) in the Lesser Antilles.

FLORENCE, J. — Sertum polynesicum I. Plakothira Florence (Loasaceae), genre nouveau des îles Marquises. 239

Sertum polynesicum I. Plakothira Florence (Loasaceae), a new genus from the Marquesas Islands.

MCPHERSON, G. — Scagea, a new genus of Euphorbiaceae from New Caledonia..... 247

Scagea, un nouveau genre d'Euphorbiaceae de Nouvelle-Calédonie.

ASONGANYI, J. — Sur deux espèces de Pennisetum (Gramineae) endémiques du Cameroun. 251

On two species of Pennisetum (Gramineae) endemic to Cameroon.

BERG, C. C. — Studies on the Flora of the Guianas 15. A new species of Cecropia (Cecropiaceae) from French Guiana. 255

Études sur la flore des Guyanes 15. Une nouvelle espèce de Cecropia (Cecropiaceae) de Guyane française.

MORAT, Ph. & VEILLON, J.-M. — Contribution à la connaissance de la végétation et de la flore de Wallis et Futuna.. 259

A contribution to the knowledge of the vegetation and flora of Wallis et Futuna.

GILL, L. S. & HUSAINI, S. W. H. — Cyto-geographical studies of the genus Sesbania (Leguminosae) from Nigeria. 331

Études cyto-géographiques du genre Sesbania (Leguminosae) au Nigeria.

NKONGMENECK, B.-A. — Un nouveau Cola (Sterculiaceae) du Cameroun. 337

A new Cola (Sterculiaceae) from Cameroon.

Nicolas, P. — Contribution à l'étude de Adiantum trapeziforme L. (Adiantaceae)........ 341

A contribution to the study of Adiantum trapeziforme L. (Adiantaceae).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 213-237.

Un cas probable de spéciation sympatrique chez *Utricularia alpina* Jacq. (*Lentibulariaceae*) aux Petites Antilles

J. JÉRÉMIE & B. JEUNE

Résumé : Dans une station à *Utricularia alpina* épiphytes de Guadeloupe, se déroule probablement un processus de spéciation sympatrique. Les arguments en faveur de ce modèle sont les suivants : divergence morphologique ; occupation depuis plusieurs années d'un biotope terrestre ; isolement reproductif très vraisemblable. L'hypothèse d'un simple élargissement de la niche écologique de l'espèce ne semble pas devoir être retenue. Pour analyser les observations morphologiques et biologiques, diverses méthodes de traitement des données ont été appliquées.

Summary : Sympatric speciation is probably taking place in a station of the epiphyte *Utricularia alpina* in Guadeloupe. Evidence supporting this is as follows : morphological divergence ; occupation of a terrestrial habitat for the past several years ; and almost certain reproductive isolation. A hypothesis of simple enlargement of the ecological niche of this species cannot be supported. Several numerical methods are used to analyse these morphological and biological observations.

Joël Jérémie, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Bernard Jeune, Laboratoire de Morphologie végétale, Université Pierre & Marie Curie, 7, Quai St. Bernard, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Utricularia alpina Jacq. est une espèce d'Amérique tropicale, généralement épiphyte, dont la variabilité a été signalée par plusieurs auteurs (FERNÁNDEZ-PÉREZ, 1964, en particulier) ; la découverte par l'un de nous (J. J.), en 1980, à la Guadeloupe (Antilles françaises), d'un groupe d'individus prospérant dans un milieu marécageux d'altitude, a pourtant retenu notre attention en raison de l'habitat, de la couleur des inflorescences, mais surtout par le fait que, dans la même station, prolifère une population épiphyte d'*U. alpina* présentant les caractères habituellement rencontrés chez cette espèce. Les premiers spécimens récoltés (*Jérémie 966*) ont été soumis à P. TAYLOR (Royal Botanic Gardens, Kew, spécialiste des *Lentibulariaceae*) qui les a rapportés à *U. alpina*. Pendant cinq ans, cette station a été visitée à 6 reprises, à différentes époques de l'année, pour étudier la biologie et la variabilité de l'espèce et nous assurer de la stabilité de ce groupe d'individus terrestres.

L'existence dans la même localité de ces deux groupes amène à s'interroger sur l'éven-

tualité de l'existence d'un des processus de spéciation, la spéciation sympatrique, définie par MAYR en 1942. Depuis, de nombreux auteurs, en particulier GRANT (1958, 1963), THODAY & BOAM (1959), THODAY & GIBSON (1962), WHITE (1978), TEMPLETON (1981), ont discuté la possibilité d'apparition d'un groupe isolé reproductivement au sein d'une population, sans qu'il y ait d'isolement géographique. Cette question n'a pas encore reçu de réponse définitive car, comme le précise GRANT (1971), il n'y a jusqu'à maintenant aucune preuve biogéographique d'une spéciation primaire sympatrique ; elle demeure une possibilité qu'il faudrait démontrer par des exemples flagrants. Ces recherches ont été effectuées surtout chez les animaux, tandis que chez les végétaux seul un petit nombre de cas ont été signalés ; quelques exemples ont été rapportés par JEANMONOD (1984) qui a récemment synthétisé les idées actuellement en cours sur la spéciation.

Dans ce travail, nous présentons les caractéristiques écologiques, morphologiques et biologiques de cette espèce polymorphe, sa variabilité aux Petites Antilles, la méthodologie utilisée et les résultats déjà obtenus suggérant l'existence d'un processus de spéciation sympatrique.

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE L'ESPÈCE

I. CHOROLOGIE ET ÉCOLOGIE

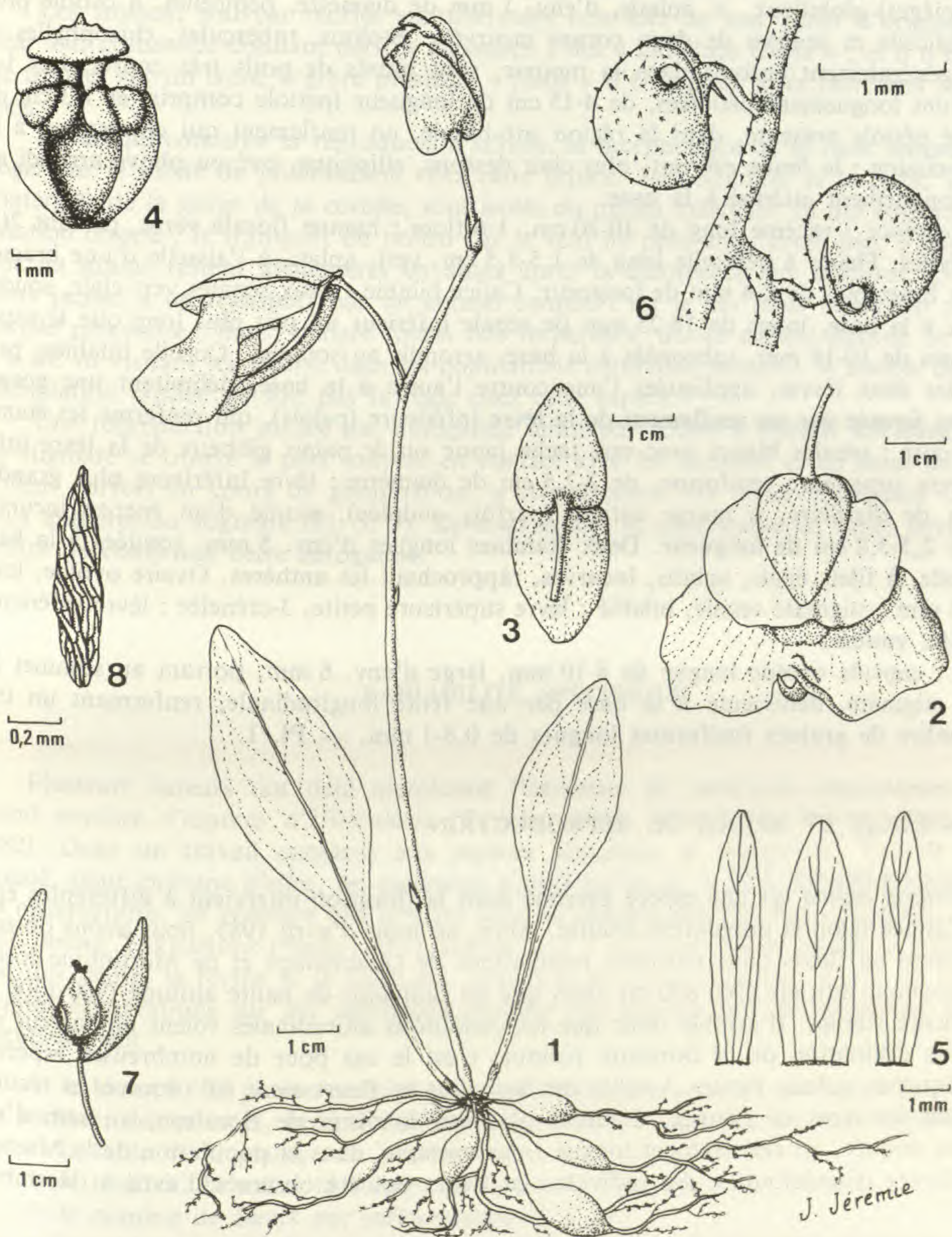
Utricularia alpina Jacq. est une espèce répartie aux Antilles [1], en Amérique du Sud et en Amérique Centrale (Bolivie, Pérou, Équateur, Colombie, Vénézuela, Guyanes, Trinidad, Panama, Nicaragua). Aux Petites Antilles, elle se rencontre dans certaines îles volcaniques (Guadeloupe, Dominique, Martinique), entre 500 et 1300 m d'altitude, en forêt dense humide et jusque dans les formations arbustives altitudinales, milieux où les pluies sont abondantes (jusqu'à 10 m par an), la nébulosité importante, les vents parfois violents et la température relativement peu élevée.

Cette espèce est généralement épiphyte (Pl. 2, *2*), parfois rupicole et sur les talus, muscicole ou sphagnicole ; on la rencontre sur les troncs et les grosses branches des arbres moussus, surtout du côté le plus exposé à la lumière (les populations composées d'un nombre important d'individus ont souvent été trouvées dans des secteurs où la forêt présente des trouées, ainsi qu'au sommet des mornes et des pitons). *U. alpina* a aussi été observé (très rarement) dans des milieux terrestres marécageux (TAYLOR, 1967). L'espèce ne se trouve pas, uniformément répandue, sur de grandes surfaces.

II. DESCRIPTION

Herbe pérenne de (8-)10-30(-35) cm de hauteur (inflorescence comprise). Stolons filiformes, ± charnus, partant de la base de l'inflorescence ; souvent renflés en tubercules blancs

1. Aux Petites Antilles, le genre *Utricularia* est représenté par trois espèces : *U. alpina* Jacq., *U. jamesoniana* Oliver (épiphyte et beaucoup plus petite que *U. alpina*) et *U. gibba* L. (herbe aquatique des mares et marécages).



Pl. 1. — **Utricularia alpina** Jacq. : **1**, plante entière ; **2**, fleur à l'anthèse ; **3**, face externe des sépales écartés et mis à plat ; **4**, étamines, ovaire et stigmate ; **5**, bractée (au centre) et bractéoles ; **6**, deux utricules portés par des rhizophylles ; **7**, fruit entouré des sépales persistants ; **8**, graine. (*D'après plusieurs spécimens récoltés en Guadeloupe, à la Mamelle de Petit-Bourg*).

ou verdâtres, ovoïdes, de 10-20 × 5-8 mm. Rhizophylles [1] ramifiés portant de nombreux utricules (pièges) globuleux, ± aplatis, d'env. 1 mm de diamètre, pédicellés, à ostiole proche du pédicelle et pourvu de deux cornes incurvées. Stolons, tubercules, rhizophylles et utricules, généralement enfouis dans la mousse, sont munis de poils très courts. Les 1-4 feuilles [2] sont longuement pétiolées, de 4-15 cm de longueur (pétiole compris) et 1-3 cm de largeur ; le pétiole présente, dans la région sub-basale, un renflement qui correspond à la zone d'abscission ; le limbe est vert, plus clair dessous, elliptique, ové ou obové arrondi au sommet, longuement atténué à la base.

Inflorescence : racème long de 10-20 cm, 1-6-flore ; hampe florale verte, portant 2(3) écailles stériles. Fleurs à pédicelle long de 1,5-3,5 cm, vert, aplati, à l'aisselle d'une bractée et de deux bractéoles de 2-6 mm de longueur. Calice bilabié : deux sépales vert clair, soudés tout à fait à la base, longs de 18-25 mm (le sépale inférieur un peu plus long que le supérieur), larges de 10-18 mm, subcordés à la base, arrondis au sommet. Corolle bilabiée, personnée : les deux lèvres, appliquées l'une contre l'autre à la base, délimitent une gorge, entièrement fermée par un renflement de la lèvre inférieure (palais), qui renferme les étamines et l'ovaire ; pétales blancs avec une tache jaune sur le palais gibbeux de la lèvre inférieure ; lèvre supérieure réniforme, de 2-2,5 cm de diamètre ; lèvre inférieure plus grande, de 3-5 cm de diamètre, à marge entière (parfois ondulée), munie d'un éperon incurvé, subulé, de 2,5-3,2 cm de longueur. Deux étamines longues d'env. 5 mm, soudées à la base de la corolle, à filets épais, aplatis, incurvés, rapprochant les anthères. Ovaire ovoïde, long d'env. 4,5 mm ; stigmate sessile, bilabié : lèvre supérieure petite, 3-crénelée ; lèvre inférieure plus grande, entière.

Fruit : capsule ovoïde longue de 8-10 mm, large d'env. 6 mm, portant au sommet les restes du stigmate, déhiscente à la base par une fente longitudinale, renfermant un très grand nombre de graines fusiformes longues de 0,8-1 mm. — Pl. 1.

III. PHÉNOLOGIE ET MODES DE REPRODUCTION

Utricularia alpina est une espèce pérenne dont la floraison intervient à différentes époques de l'année selon la population étudiée. Ainsi, au mois d'avril 1985, nous avons observé des spécimens en fleurs dans plusieurs populations de Guadeloupe et de Martinique localisées en moyenne altitude (500-800 m) alors que les individus de haute altitude (900-1300 m) étaient encore stériles. Il semble donc que les conditions altitudinales soient un facteur qui conditionne l'initiation de la floraison (comme c'est le cas pour de nombreuses espèces). Ceci expliquerait qu'aux Petites Antilles des individus en fleurs aient été observés et récoltés durant tous les mois de l'année, d'autant plus que la durée de floraison, au sein d'une population donnée, est relativement longue : par exemple, dans la population de la Mamelle de Petit-Bourg (Guadeloupe), des individus en fleurs ont été observés d'avril à décembre.

1. Terme défini par Goebel (1928) pour désigner les organes à allure de racines des Utriculaires (= « rhizoid » des auteurs anglo-saxons).

2. Certains auteurs comme McIntyre & Chrysler (1943) pensent que les organes photosynthétiques des *Utricularia* ne sont pas de véritables feuilles ; comme Taylor (1964), qui suit la terminologie de Lloyd (1942), nous les appelons « feuilles » car, par leur aspect et leur fonction, ils ne diffèrent pas des feuilles des autres Phanérogames.

Utricularia alpina se multiplie par voie végétative et par voie sexuée.

Les stolons, souvent renflés en tubercules non loin de leur point d'origine, poursuivent leur croissance donnant parfois naissance à des « individus frères » ; et il n'est pas rare de trouver sur un tronc d'arbre plusieurs « pieds » d'*U. alpina* reliés entre eux par des stolons.

En ce qui concerne la reproduction sexuée, la morphologie de la fleur amène à s'interroger sur le mode de pollinisation chez cette espèce. Les étamines et le pistil, enfermés à l'intérieur de la gorge de la corolle, sont isolés du milieu extérieur, ce qui empêche la pollinisation directe ; le transport du pollen par le vent ne peut donc avoir lieu, d'autant moins que les grains restent agglomérés en amas après la déhiscence des anthères. On pourrait alors penser à un transport par un animal comme c'est le cas pour beaucoup d'espèces à corolle personnée ; mais, malgré toutes nos recherches, aucun animal (diurne ou nocturne) n'a été vu visitant les fleurs, dans les populations antillaises étudiées. Il semble donc que la fécondation croisée ne soit pas la règle chez cette espèce.

Une reproduction sexuée par autogamie serait par contre à retenir. La lèvre inférieure du stigmate se trouve le plus souvent en contact avec les anthères et un amas de grains de pollen, parfois en cours de germination, a fréquemment été observé joignant une ou les deux anthères au stigmate (Pl. 3, *3*). Diverses études et expériences en cours devraient permettre de confirmer cette autogamie.

VARIABILITÉ SPÉCIFIQUE

Plusieurs auteurs ont déjà mentionné l'existence de variations importantes chez un grand nombre d'espèces d'*Utricularia* (Taylor, 1964 ; Fernández-Pérez, 1964 ; Tixier, 1982). Dans un travail consacré aux espèces africaines et malgaches, Taylor (1964) a signalé, pour chacune d'elles, les variations significatives et, si l'on considère l'ensemble de ces observations, on constate que presque tous les organes peuvent être concernés. A propos d'*U. alpina*, Fernández-Pérez (1964) indique que le polymorphisme atteint la taille, la couleur des fleurs, la forme et la taille des feuilles et le pétale inférieur (entier ou lobé). Nos propres observations sur des spécimens antillais ont montré que les variations affectaient essentiellement :

— le biotope : la plante est le plus souvent épiphyte, mais on peut aussi la trouver sur des rochers, des talus et, exceptionnellement, « ancrée » dans un sol marécageux ;
— la taille de la plante : la hauteur totale varie de 8 à 35 cm ;
— le nombre, la taille, la forme, la couleur et l'épaisseur des feuilles ;
— le nombre de fleurs par inflorescence (1 à 5) ;
— la couleur des sépales, des pédicelles et de la hampe florale (vert clair, vert jaunâtre, rose, rose brunâtre ou rouge sombre) ;
— la couleur de la corolle (blanche ou rosée) ;
— le nombre de lobes du pétale inférieur (1 à 4) ;
— la longueur des bractéoles par rapport à celle de la bractée ;

— le nombre d'écailles stériles portées par la hampe florale (1 à 4) ;
— le nombre d'apertures des grains de pollen (5 à 7).

Ce polymorphisme est probablement à l'origine de la création d'un certain nombre d'espèces synonymes de *U. alpina*, en particulier *U. endresii* Reichb. f. (qui diffère de la forme typique de *U. alpina* par la couleur de la corolle) et *U. unifolia* Ruiz & Pavon.

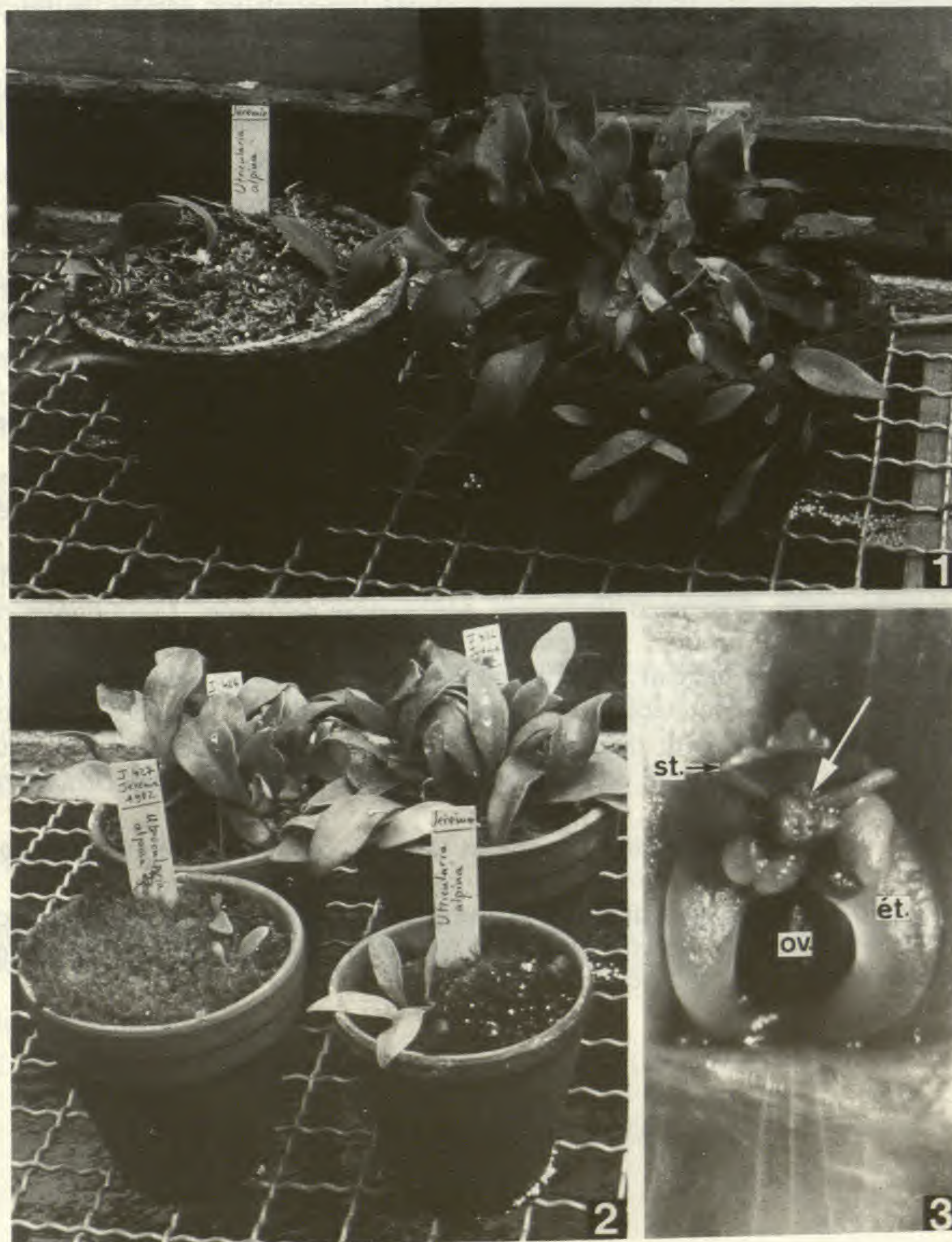
CARACTÉRISTIQUES DES POPULATIONS ÉTUDIÉES

Dans tout ce travail, le mot « population » est employé dans son sens le plus usuel pour désigner un ensemble d'individus rattachés à un taxon donné se rencontrant dans la même localité. Nous avons étudié, pour l'analyse biométrique qui suit, quatre populations (trois de Guadeloupe, une de Martinique) et considéré six groupes d'individus (la population de la Savane aux Ananas est composée d'un groupe de plantes terrestres (Pl. 2, *1*) et d'un groupe de plantes épiphytes ; des individus ont été prélevés dans la population de la Mamelle de Petit-Bourg à deux époques différentes de l'année) :

— Population de la Mamelle de Petit-Bourg (Guadeloupe, Les Mamelles) : altitude env. 710 m ; épiphyte ; axes de l'inflorescence et sépales vert clair ; pétales entiers, blancs. **Groupes 2 et 4.**



PL. 2. — **Utricularia alpina** Jacq. : **1**, individus du groupe 3, installés en milieu terrestre marécageux à la Savane aux Ananas (Guadeloupe) ; **2**, individu épiphyte photographié au Plateau Boucher (Martinique).



Pl. 3. — **Utricularia alpina** Jacq. : **1**, spécimens en culture dans les serres du Muséum de Paris depuis 1981 ; *à gauche*, individus épiphytes ; *à droite*, individus terrestres en boutons ; **2**, spécimens en culture depuis 1982 ; *au premier plan*, individus épiphytes ; *au fond*, individus terrestres ; **3**, étamines (ét.), ovaire (ov.) et stigmate (st.) ; un amas de pollen (flèche blanche), libéré par les anthères, est en contact avec la lèvre inférieure du stigmate.

— Population de la Mamelle de Pigeon (Guadeloupe, Les Mamelles) : altitude env. 750 m ; épiphyte ; axes de l'inflorescence et sépales vert clair ; pétales entiers, blancs. **Groupe 5.**

— Population du Plateau Boucher (Martinique, Pitons du Carbet) : altitude env. 800 m ; épiphyte ; hampe florale vert clair ; pédicelles et sépales vert jaunâtre (rarement roses) ; pétales entiers, blancs (rarement blanc rosé). **Groupe 6.**

— Population de la Savane aux Ananas (Guadeloupe, Trace Victor Hugues) : altitude env. 1050 m. Constituée de deux groupes :

a. Plantes épiphytes sur arbustes ou petits arbres ; feuilles vertes, d'épaisseur moyenne ; axes de l'inflorescence et sépales vert clair ; pétales blancs, entiers. **Groupe 1.**

b. Plantes terrestres, en milieu marécageux ; feuilles vertes (souvent brun rougeâtre sur la marge) ou brun rougeâtre, très épaisses ; axes de l'inflorescence et sépales rouge brunâtre à rouge sombre ; pétales blanc rosé à roses, l'inférieur entier ou 2-4-lobé. **Groupe 3.**

Cest ce dernier groupe qui a attiré notre attention. Les individus qui le composent sont installés au fond d'une grande cuvette marécageuse, dans un sol argileux, sur une surface restreinte (30 × 10 m) mouillée presque en permanence (on enfonce de 10 à 20 cm dans cette pelouse), en compagnie de diverses herbacées de terre ferme ou de marécage d'altitude (*Juncus guadeloupensis, Eleocharis flavescens, Machaerina restioides, Lycopodium cernuum, L. clavatum, Sauvagesia erecta*, ...). Tout autour de cette pelouse marécageuse s'étend un fourré dense de 1-4 m de hauteur, constitué d'arbustes et de petits arbres rabougris (*Clusia mangle*, Palmiers, Mélastomatacées, ...) ainsi que de grandes herbacées (Broméliacées, Orchidées) émergeant d'un épais tapis de Sphaignes. Les espèces ligneuses de ce fourré portent un nombre parfois important de plantes épiphytes et, parmi elles, des *Utricularia alpina* du groupe 1.

Ainsi, les *Utricularia* du groupe 3 croissent dans un biotope restreint inclus dans l'aire de répartition du groupe 1. *Ces deux groupes sont donc sympatriques.*

Il est important de signaler que, dans cette localité, nous n'avons observé aucun individu épiphyte présentant les caractéristiques du groupe 3 et aucun individu terrestre présentant les caractéristiques du groupe 1.

ANALYSE BIOMÉTRIQUE

I. MÉTHODOLOGIE

Nous devons comparer des individus appartenant à des groupes différents. Le problème est double :

— Les groupes forment-ils un ensemble homogène (variabilité entre groupes) ?

— Les ressemblances sont-elles plus fortes entre individus d'un même groupe ou entre individus de groupes différents (variabilité entre individus dans chaque groupe) ?

Pour assurer aux techniques employées un maximum d'objectivité, nous excluons de l'analyse les caractères qui nous ont fait remarquer le groupe 3 : facteur édaphique, lobation des pétales, coloration des fleurs et de leurs axes d'inflorescence. Les seuls descripteurs retenus sont quantitatifs et tous du même ordre de grandeur pour l'ensemble des individus ; aucun n'est a priori déterminant pour distinguer l'un ou l'autre des groupes.

Nous nous limitons à un petit nombre de descripteurs (12) pour les raisons suivantes :

— Nous comparons peu de groupes (6).

— Les variables doivent être mesurées avec une précision suffisante.

— Pratiquement toutes les variables sont liées entre elles (même quand le coefficient de corrélation est proche de zéro, on sait bien que cela peut simplement signifier que la liaison n'est pas linéaire). L'introduction dans l'analyse d'une (n + 1)ème variable apporte donc de moins en moins de précisions quand n augmente.

— De manière générale, le problème du nombre nécessaire et suffisant de descripteurs n'a pas reçu de solution satisfaisante. Certains auteurs pensent que le maximum est le mieux (par ex. JEANMONOD & MASCHERPA, 1982, suivant SNEATH & SOKAL, 1973, pour qui 60 caractères constituent un ensemble minimum) ; d'autres auteurs opèrent un choix, après étude préliminaire, ne conservant qu'un nombre plus réduit de caractères (par ex. 57 pour AESCHIMANN, MASCHERPA & BOCQUET, 1981 ; 48 à 56 pour THORPE, 1980 ; 25 pour HAMON, ANTHONY & LE PIERRES, 1984). Des études comparatives ont montré qu'on obtient les mêmes résultats, que l'on prenne l'ensemble des caractères retenus ou seulement une partie correctement choisie (par ex. 25 caractères parmi 101 pour DAVIES & BORATYŃSKI, 1979).

Le nombre de descripteurs à prendre en compte dépend donc largement du problème posé et doit être déterminé empiriquement dans chaque cas.

II. TECHNIQUES

Chaque plante étudiée a été soumise aux 12 mesures suivantes (le numéro sert à identifier le descripteur, l'unité de mesure est placée entre parenthèses) :

— Sur la plus longue feuille :

1 : longueur, du sommet au renflement de la base du pétiole (cm) ;

2 : largeur (cm) ;

3 : épaisseur du limbe, dans le plan de la plus grande largeur, à 3 mm de la nervure médiane (unité de micromètre oculaire) ;

4 : épaisseur au niveau de la nervure médiane, dans le plan de la plus grande largeur (unité de micromètre oculaire).

— Sur la hampe florale :

5 : longueur, de la base à l'insertion de la première fleur (cm) ;

6 : nombre d'écailles stériles.

— Sur la première fleur :

7 : longueur de la bractée (mm) ;

8 : longueur des bractéoles (mm) ; dans de très rares cas, les deux bractéoles sont de longueurs légèrement inégales ; c'est alors la moyenne des mesures qui est retenue ;
9 : longueur du pédicelle (mm) ;
10 : longueur du sépale inférieur (mm) ;
11 : longueur du sépale supérieur (mm) ;
12 : longueur de l'éperon (mm).

Des unités de mesures différentes correspondent à des échelles de mesures différentes mais, pour chaque descripteur, toutes les mesures ont été effectuées de manière identique.

Nous utilisons plus particulièrement les techniques quantitatives suivantes :

1. *Classifications hiérarchiques ascendantes sur matrices de distance euclidienne usuelle.*

Deux algorithmes sont employés :

— Agrégation par perte d'inertie minimale qui, à chaque pas, regroupe les 2 individus provoquant une perte d'inertie du nuage minimale, donc en tenant compte de leur distance, mais aussi de leur poids (LEBART, MORINEAU & FÉNELON, 1979).

— Agrégation selon l'algorithme préconisé par LANCE & WILLIAMS, 1967, (cité par DAGET, 1979) ne tenant compte que des proximités : les points i et j sont regroupés s'ils sont les plus proches, et la distance de tout point k au nouvel élément (ij) est donnée par : $d_{k,ij} = 0{,}625\ (d_{k,i} + d_{k,j}) - 0{,}250\ d_{i,j}$.

La comparaison de deux techniques différentes est rendue souhaitable par la sensibilité des regroupements à l'algorithme utilisé.

2. *Analyse en composantes principales.*

Réalisée sur l'ensemble des variables centrées et réduites pour la rendre indépendante des échelles de mesure, elle permettra de juger l'homogénéité de l'ensemble des individus, vis-à-vis des caractères retenus. Nous vérifierons que, parmi ceux-ci, nous n'en n'avons pas introduit qui imposeraient la conclusion espérée, c'est-à-dire la divergence des individus du groupe 3. L'analyse en composantes principales est utilisée ici comme une précaution méthodologique.

3. *Analyse discriminante.*

Elle permet de juger l'originalité de chacun des groupes. Cette technique s'impose d'elle-même dès lors que les variables sont quantitatives. Son but est précisément de rechercher les plans de projection dans lesquels la variabilité entre groupes est maximum et la variabilité dans chaque groupe minimum (ROMEDER, 1973).

Toutes ces techniques descriptives sont classiques et largement utilisées en taxonomie numérique. De nombreux ouvrages les exposent, notamment celui de SNEATH & SOKAL (1973). Pour notre part, outre ceux déjà cités, nous avons puisé dans les manuels de

LEGENDRE & LEGENDRE (1979), BOUROCHE & SAPORTA (1980), FOUCART (1982) et DE LAGARDE (1983).

D'autres techniques d'ordination pouvaient être employées ici, comme l'analyse en coordonnées principales (GOWER, 1966, cité par LEGENDRE & LEGENDRE, 1979) ou l'analyse factorielle des correspondances (BENZECRI, 1973). Nous ne les avons pas retenues car leur intérêt principal réside dans la possibilité de traiter des données issues de descripteurs hétérogènes, ce qui n'est pas le cas dans notre étude.

Enfin, le nombre d'individus récoltés est faible dans chaque groupe (de 6 à 11) car il n'est pas souhaitable de trop perturber les stations (et particulièrement celle du groupe 3) et, nous le verrons par la suite, ces effectifs sont suffisants pour déterminer les caractéristiques moyennes de chaque groupe et la variabilité intra groupes.

On trouvera en annexe l'ensemble des mesures effectuées sur les 53 individus analysés et pour les 12 variables considérées.

III. RÉSULTATS

1. ÉTUDE DES INDIVIDUS MOYENS

a) Distance entre groupes

Les valeurs moyennes des 12 variables, dans chaque groupe (Tableau 1) définissent un individu moyen, représentatif du groupe considéré. Soient i et j les indices des groupes et k l'indice des variables ; on définit la distance entre groupes i et j par la relation :

$$D^2_{ij} = \sum_k (x_{ik} - x_{jk})^2$$

TABLEAU 1 : Valeurs moyennes des 12 variables étudiées pour les cinq groupes de plantes épiphytes et le groupe terrestre (groupe 3), et moyennes générales obtenues après pondération par le nombre d'individus de chaque groupe.

VARIABLE	VALEUR MOYENNE (par groupe) 1	2	3	4	5	6	MOYENNE GÉNÉRALE
1	6,92	7,43	5,41	8,15	8,65	6,60	7,15
2	1,55	1,84	1,45	2,01	2,28	2,00	1,81
3	20,40	21,00	27,10	21,91	21,50	22,75	22,48
4	23,90	24,45	33,10	25,45	25,08	25,50	26,30
5	10,47	10,28	9,18	9,68	10,18	10,17	9,96
6	2,60	2,50	3,20	2,27	2,17	2,50	2,57
7	4,67	3,24	4,38	3,21	3,75	4,57	3,93
8	4,94	3,72	3,73	3,81	4,20	5,18	4,19
9	19,50	21,30	16,20	20,14	21,67	18,83	19,52
10	21,90	22,25	19,95	23,64	22,92	24,33	22,35
11	20,10	19,50	17,10	20,27	20,17	20,58	19,52
12	26,00	27,90	27,30	30,36	29,83	27,33	28,09

La matrice des distances (Tableau 2) est soumise aux 2 procédures de classement exposées plus haut. Les résultats sont donnés sous forme de dendrogrammes (Pl. 4) qui fournissent sensiblement les mêmes indications ; on reconnaît en effet 2 ensembles :

— les groupes 1, 2, 4, 5 et 6 ;
— le groupe 3.

Les groupes 2 et 4 appartiennent à la même population observée à 2 moments différents. La distance entre ces groupes est donc une estimation de la variabilité à l'intérieur d'une population. On constate alors que la variabilité entre les groupes 1, 2, 5 et 6, appartenant à des populations différentes, est du même ordre de grandeur que la variabilité dans la population des groupes 2 et 4.

TABLEAU 2 : Matrice des distances euclidiennes usuelles entre points moyens de chaque groupe.

1	0					
2	3,45	0				
3	12,6	12,5	0			
4	5,74	3,56	12,0	0		
5	5,31	2,77	12,8	2,11	0	
6	4,11	4,55	10,9	4,31	4,92	0

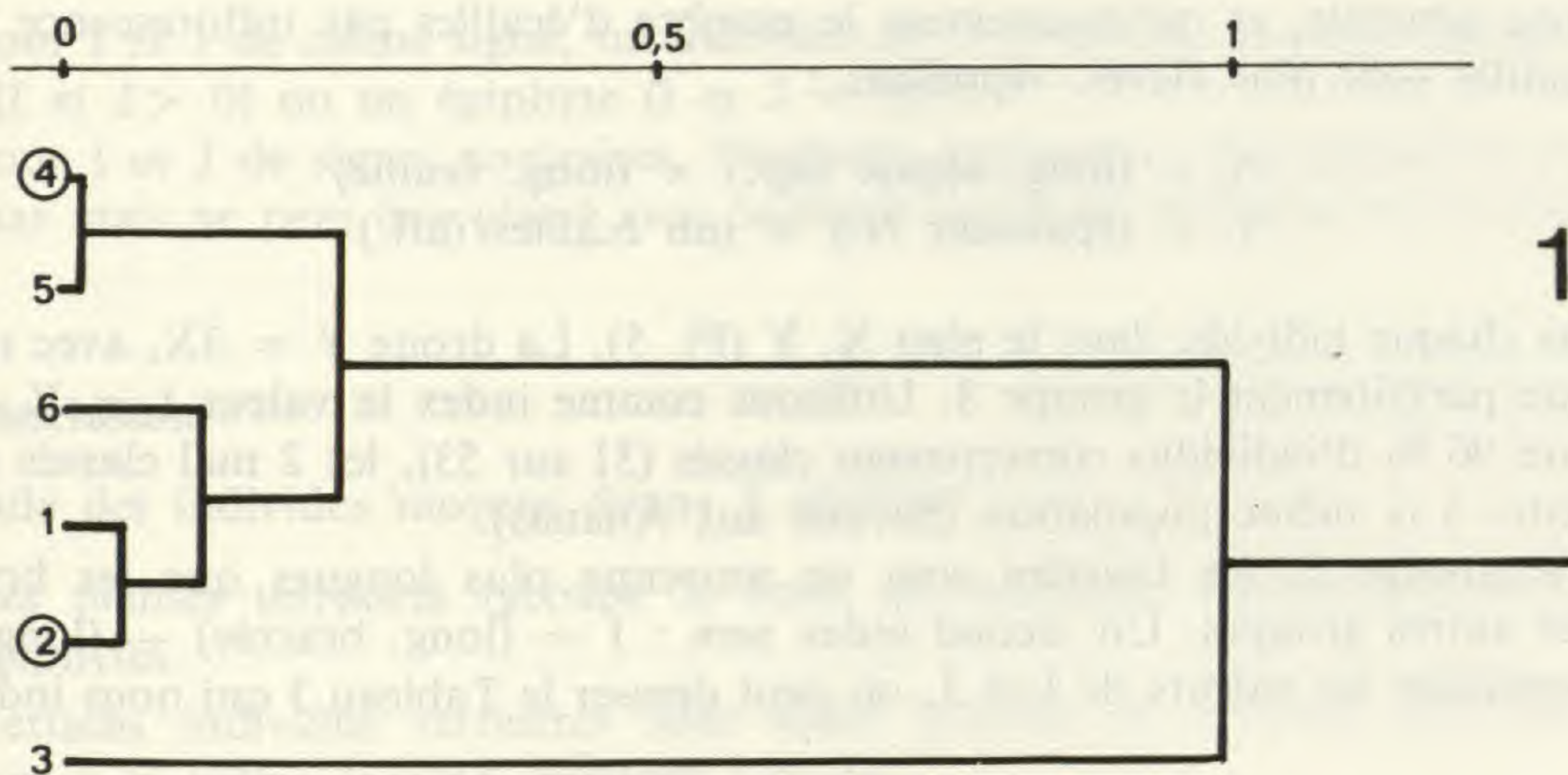
TABLEAU 3 : Effectifs dans chaque groupe des plantes présentant des valeurs positives ou négatives pour les index taxonomiques I et J (explications dans le texte).

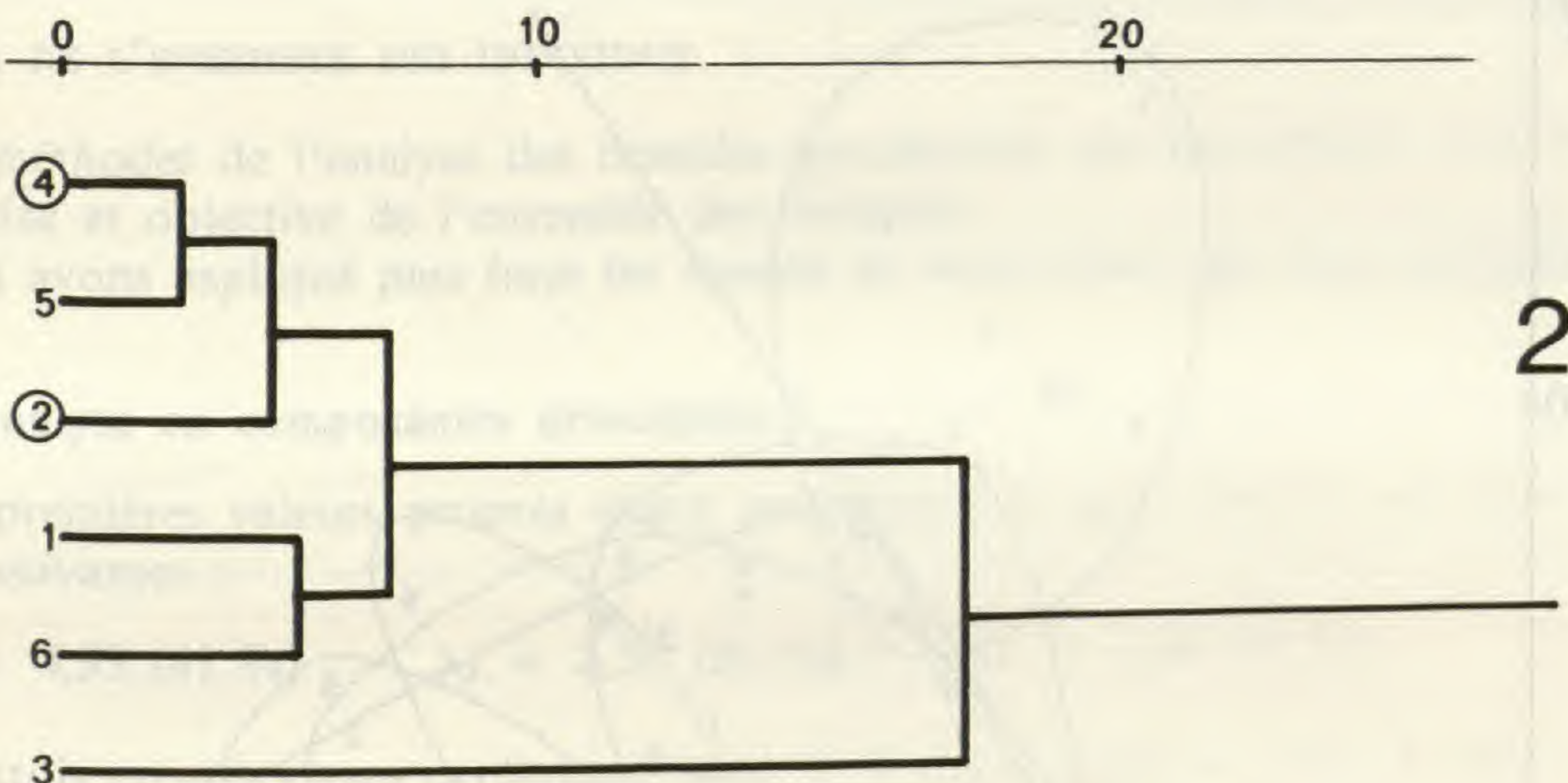
N.B. Un individu du groupe 1 n'est pas pris en compte, les longueurs de ses bractée et bractéoles n'étant pas connues.

	INDEX				
	I et J > 0	I > 0 et J ≤ 0	I ≤ 0 et J > 0	I et J < 0	Total
GROUPES					
1		1	1	7	9
2				10	10
3	7	2	1		10
4				11	11
5				6	6
6				6	6

Une légère différence apparaît cependant selon la procédure de classement :

Planche 4, fig. 1 : les 5 groupes 1, 2, 4, 5 et 6 doivent être réunis en un seul ensemble homogène ;





Pl. 4. — **Classification hiérarchique des groupes** (les deux groupes appartenant à la population de la Mamelle de Petit-Bourg sont cerclés) : **1**, agrégation par perte d'inertie minimale ; **2**, agrégation selon $d_{k,ij} = 0,625 (d_{k,i} + d_{k,j}) - 0,250 d_{i,j}$.

Planche 4, fig. 2 : deux sous-ensembles doivent être distingués : les groupes 2, 4 et 5 (stations des Mamelles) et les groupes 1 et 6 (Savane aux Ananas et Plateau Boucher).

Mais, dans les 2 cas, le groupe 3 se compose de plantes très différentes de l'ensemble des autres. La simple lecture de la matrice des distances (Tableau 2) laissait présager ce résultat : l'ordre de grandeur des distances est différent avec ou sans le groupe 3.

b) Index taxonomique

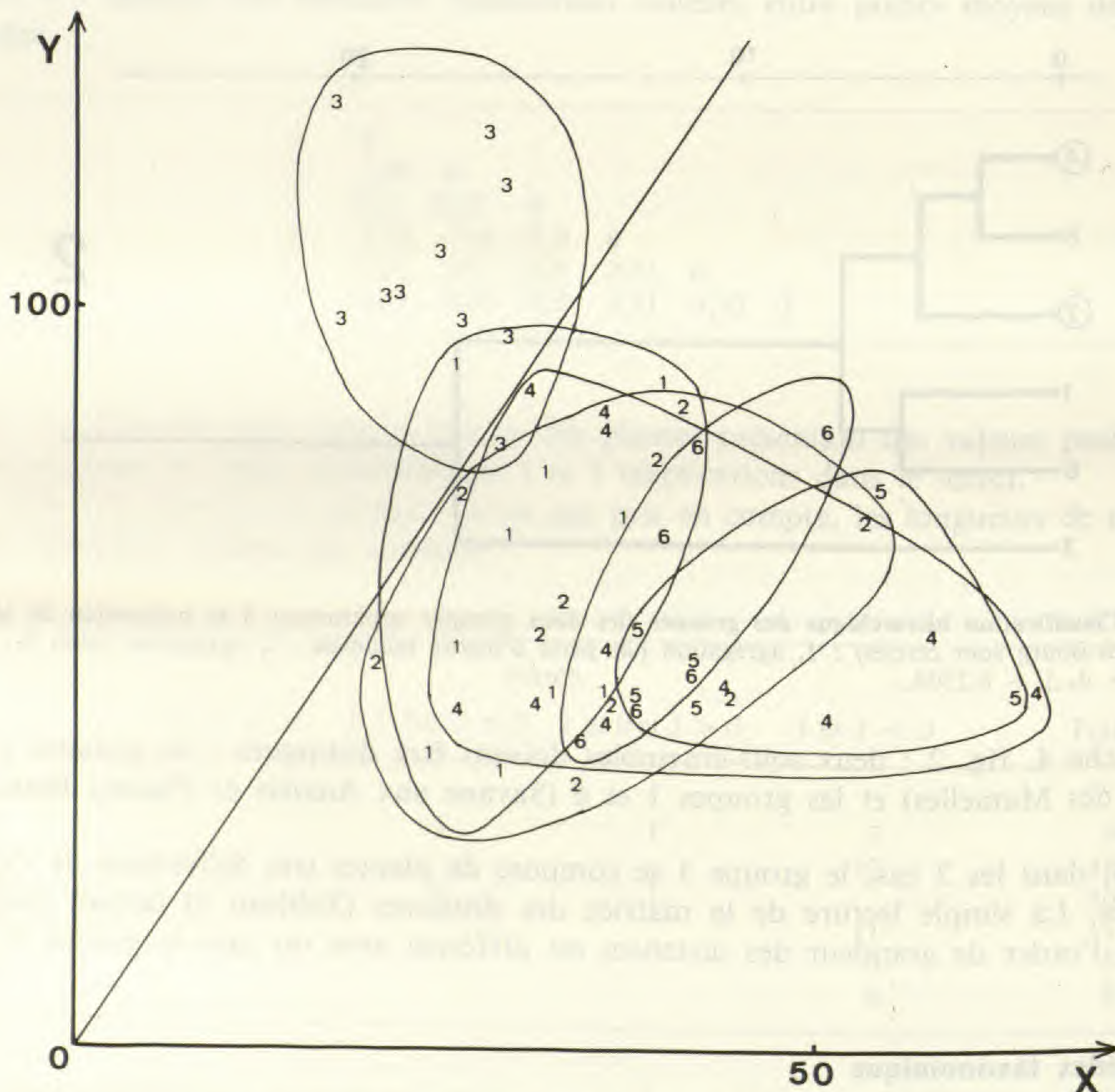
On peut trouver des critères distinctifs des plantes du groupe 3 par la lecture du tableau des valeurs moyennes (Tableau 1). On note par exemple que, pour ces plantes, la longueur moyenne du sépale supérieur ainsi que la longueur de la plus grande feuille sont inférieures

à la moyenne générale, et qu'inversement le nombre d'écailles par inflorescence et l'épaisseur des feuilles sont plus élevés. Appelons :

$$X = (\text{long. sépale sup.}) \times (\text{long. feuille})$$
$$Y = (\text{épaisseur } N_1) \times (\text{nb écailles/infl.})$$

Plaçons chaque individu dans le plan X, Y (Pl. 5). La droite Y = 3X, avec nos unités, isole presque parfaitement le groupe 3. Utilisons comme index la valeur I = Y — 3X. Ce critère assure 96 % d'individus correctement classés (51 sur 53), les 2 mal classés appartiennent d'ailleurs à la même population (Savane aux Ananas).

Dans le groupe 3, les bractées sont en moyenne plus longues que les bractéoles à l'inverse des autres groupes. Un second index sera : J = (long. bractée) — (long. bractéoles). En combinant les valeurs de I et J, on peut dresser le Tableau 3 qui nous indique que :



Pl. 5. — **Position de chaque plante dans le plan** ; X = (long. sépale supérieur) × (long. feuille) ; Y = (épaisseur N_1) × (nombre d'écailles/inflorescence).

— pour I et J de même signe, un individu est, à coup sûr, reconnu comme une plante terrestre (I et J> 0) ou un épiphyte (I et J < 0) ;

— pour I et J de signes contraires, l'individu appartient à la population de la Savane aux Ananas mais ne peut être classé avec certitude parmi les épiphytes ou les plantes terrestres.

c) Conclusion

L'étude des individus moyens donne 2 résultats :

— Les plantes terrestres (groupe 3) sont, en moyenne, sensiblement différentes des plantes épiphytes.

— Certains individus terrestres sont assez proches de certains individus épiphytes appartenant à la même localité (groupes 1 et 3).

2. Étude de l'ensemble des individus

Les méthodes de l'analyse des données garantissent une description, à la fois synthétique, précise et objective de l'ensemble des résultats.

Nous avons expliqué plus haut les raisons de notre choix des deux méthodes suivantes.

a) Analyse en composantes principales

Les premières valeurs propres (entre parenthèses la part d'inertie qui leur est associée) sont les suivantes :

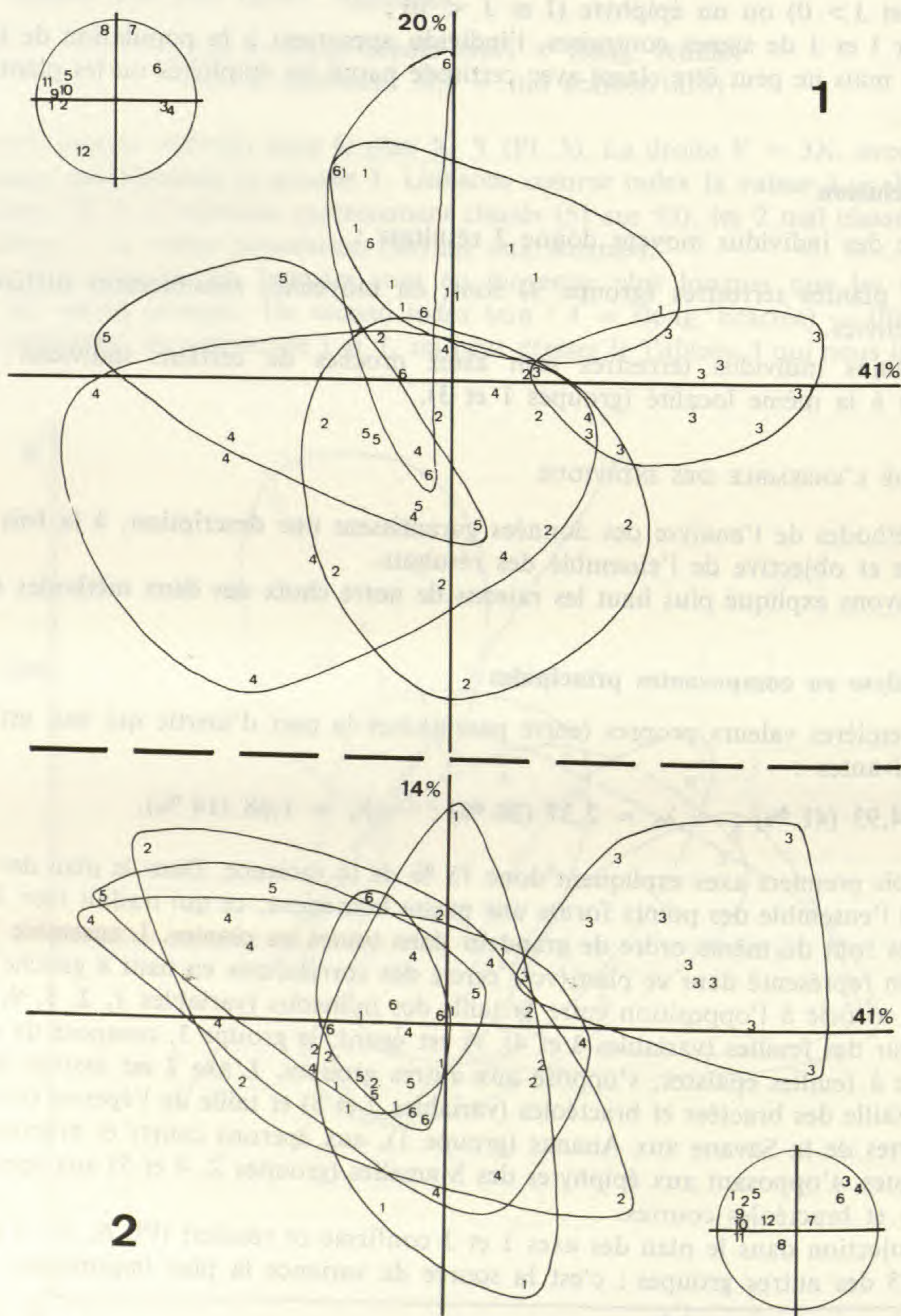
λ_1 = 4,93 (41 %) ; λ_2 = 2,37 (20 %) ; λ_3 = 1,68 (14 %).

Les trois premiers axes expliquent donc 75 % de la variance. Dans le plan des axes 1 et 2 (Pl. 6, *1*) l'ensemble des points forme une masse homogène, ce qui traduit bien le fait que les variables sont du même ordre de grandeur dans toutes les plantes. L'ensemble des variables est bien représenté dans ce plan (voir cercle des corrélations en haut à gauche). L'axe 1 est surtout associé à l'opposition entre la taille des individus (variables 1, 2, 5, 9, 10 et 11) et l'épaisseur des feuilles (variables 3 et 4). A cet égard, le groupe 3, composé de plantes de petite taille à feuilles épaisses, s'oppose aux autres groupes. L'axe 2 est associé à l'opposition entre taille des bractées et bractéoles (variables 7 et 8) et taille de l'éperon (variable 12). Les épiphytes de la Savane aux Ananas (groupe 1), aux éperons courts et bractées et bractéoles longues, s'opposant aux épiphytes des Mamelles (groupes 2, 4 et 5) aux éperons longs et bractées et bractéoles courtes.

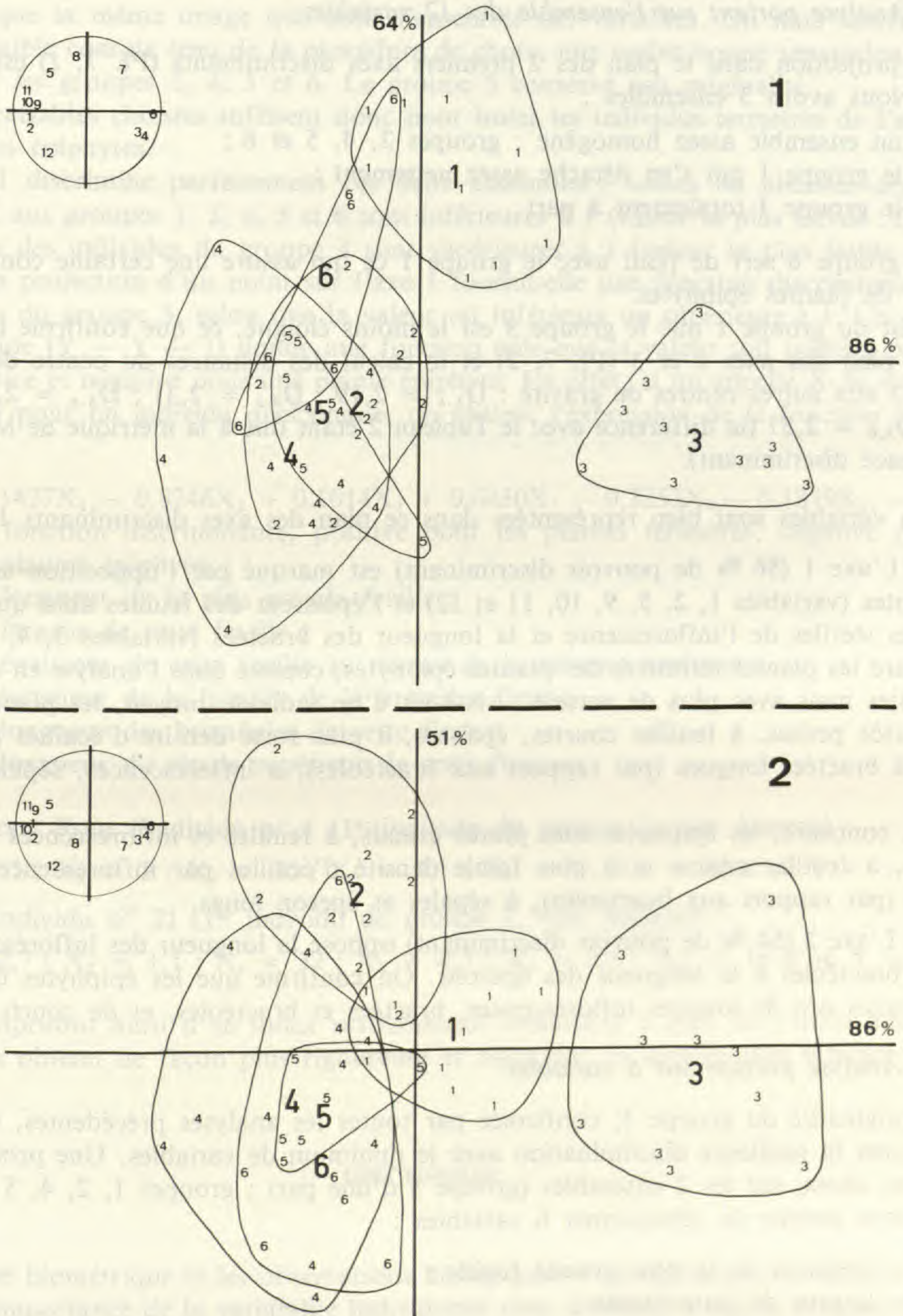
La projection dans le plan des axes 1 et 3 confirme ce résultat (Pl. 6, *2*) : l'axe 1 isole le groupe 3 des autres groupes ; c'est la source de variance la plus importante.

b) Analyses discriminantes

Nous en réaliserons 2 : la première sur l'ensemble des variables, la seconde avec un nombre réduit, mais choisi de telle sorte que les résultats ne soient pas, ou peu, modifiés.



Pl. 6. — **Analyse en composantes principales** ; position des plantes et cercles des corrélations : **1**, plan des axes 1 et 2 ; **2**, plan des axes 1 et 3.



Pl. 7. — **Analyse discriminante sur l'ensemble des 12 variables** ; position des plantes et cercles des corrélations : **1**, plan des axes 1 et 2 ; **2**, plan des axes 1 et 3. (Les chiffres de grande taille indiquent l'emplacement des centres de gravité).

1. Analyse portant sur l'ensemble des 12 variables

La projection dans le plan des 2 premiers axes discriminants (Pl. 7, *1*) est tout à fait claire. Nous avons 3 ensembles :

— un ensemble assez homogène : groupes 2, 4, 5 et 6 ;
— le groupe 1 qui s'en détache assez nettement ;
— le groupe 3 totalement à part.

Le groupe 6 sert de pont avec le groupe 1 ce qui assure une certaine continuité entre groupes de plantes épiphytes.

C'est du groupe 1 que le groupe 3 est le moins éloigné, ce que confirme la projection dans le plan des axes 1 et 3 (Pl. 7, *2*) et le calcul des distances du centre de gravité du groupe 3 aux autres centres de gravité : $D_{3,1} = 2{,}19$; $D_{3,2} = 2{,}31$; $D_{3,4} = 2{,}41$; $D_{3,5} = 2{,}33$; $D_{3,6} = 2{,}57$ (la différence avec le Tableau 2 étant due à la métrique de MAHALANOBIS de l'espace discriminant).

Les variables sont bien représentées dans ce plan des axes discriminants 1 et 2 :

— L'axe 1 (86 % de pouvoir discriminant) est marqué par l'opposition entre la taille des plantes (variables 1, 2, 5, 9, 10, 11 et 12) et l'épaisseur des feuilles ainsi que le nombre d'écailles stériles de l'inflorescence et la longueur des bractées (variables 3, 4, 6 et 7). Cet axe sépare les plantes terrestres des plantes épiphytes, comme dans l'analyse en composantes principales mais avec plus de netteté : vis-à-vis d'un individu moyen, les plantes terrestres sont plutôt petites, à feuilles courtes, épaisses, à plus forte densité d'écailles par inflorescence, à bractées longues (par rapport aux bractéoles), à inflorescences, sépales et éperon courts.

Au contraire, les épiphytes sont plutôt grands, à feuilles et inflorescences relativement longues, à feuilles minces et à plus faible densité d'écailles par inflorescence, à bractées courtes (par rapport aux bractéoles), à sépales et éperon longs.

— L'axe 2 (64 % de pouvoir discriminant) oppose la longueur des inflorescences, bractées et bractéoles à la longueur des éperons. On confirme que les épiphytes de la Savane aux Ananas ont de longues inflorescences, bractées et bractéoles, et de courts éperons.

2. Analyse portant sur 6 variables

L'originalité du groupe 3, confirmée par toutes les analyses précédentes, nous impose de chercher la meilleure discrimination avec le minimum de variables. Une procédure pas à pas, avec choix, sur les 2 ensembles (groupe 3 d'une part ; groupes 1, 2, 4, 5 et 6 d'autre part), nous permet de sélectionner 6 variables :

1 : longueur de la plus grande feuille ;
2 : largeur de cette feuille ;
4 : épaisseur de la nervure médiane de cette feuille ;
7 : longueur de la bractée de la première fleur ;
8 : longueur des bractéoles de cette fleur ;
11 : longueur du sépale supérieur de cette fleur.

La projection dans les plans des axes discriminants 1 et 2 (Pl. 8, *1*) ou 1 et 3 (Pl. 8, *2*) donne presque la même image que pour l'ensemble des variables. On note seulement, et c'était prévisible compte tenu de la procédure de choix, une moins bonne séparation entre le groupe 1 et les groupes 2, 4, 5 et 6. Le groupe 3 conserve son originalité.

Les 6 variables choisies suffisent donc pour isoler les individus terrestres de l'ensemble des individus épiphytes.

L'axe 1 discrimine parfaitement ces deux ensembles ; toutes les abcisses des points appartenant aux groupes 1, 2, 4, 5 et 6 sont inférieures à 1 (valeur la plus élevée : 0,677) et toutes celles des individus du groupe 3 sont supérieures à 1 (valeur la plus faible : 1,11).

Ainsi la projection d'un point sur l'axe 1 fournit-elle une fonction discriminante pour les individus du groupe 3, selon que la valeur est inférieure ou supérieure à 1. Un déplacement d'origine ($Y \rightarrow Y - 1$) donne une fonction telle que la valeur soit positive pour une plante terrestre et négative pour une plante épiphyte. En effet, si on appelle X_i la mesure de la variable i pour un individu quelconque, on obtient l'expression de la fonction discriminante Y :

$$Y = 0{,}1427X_1 - 0{,}8746X_2 + 0{,}1014X_4 + 0{,}6430X_7 - 0{,}3253X_8 - 0{,}1879X_{11} - 0{,}6023$$

où Y = fonction discriminante, positive pour les plantes terrestres, négative pour les plantes épiphytes ;

X_1 = longueur de la plus grande feuille ;

X_2 = largeur de cette feuille ;

X_4 = épaisseur de cette feuille au niveau de la nervure médiane ;

X_7 = longueur de la bractée de la première fleur ;

X_8 = longueur des bractéoles de cette fleur ;

X_{11} = longueur du sépale supérieur de cette fleur.

Exemples : Pour l'individu n° 1 (1^er^ individu du groupe 1, voir Annexe) :

$X_1 = 7{,}1$; $X_2 = 2$; $X_4 = 30$; $X_7 = 4{,}5$; $X_8 = 5$; $X_{11} = 20$ d'où $Y = -0{,}786$.

Pour l'individu n° 21 (1^er^ individu du groupe 3, voir Annexe) :

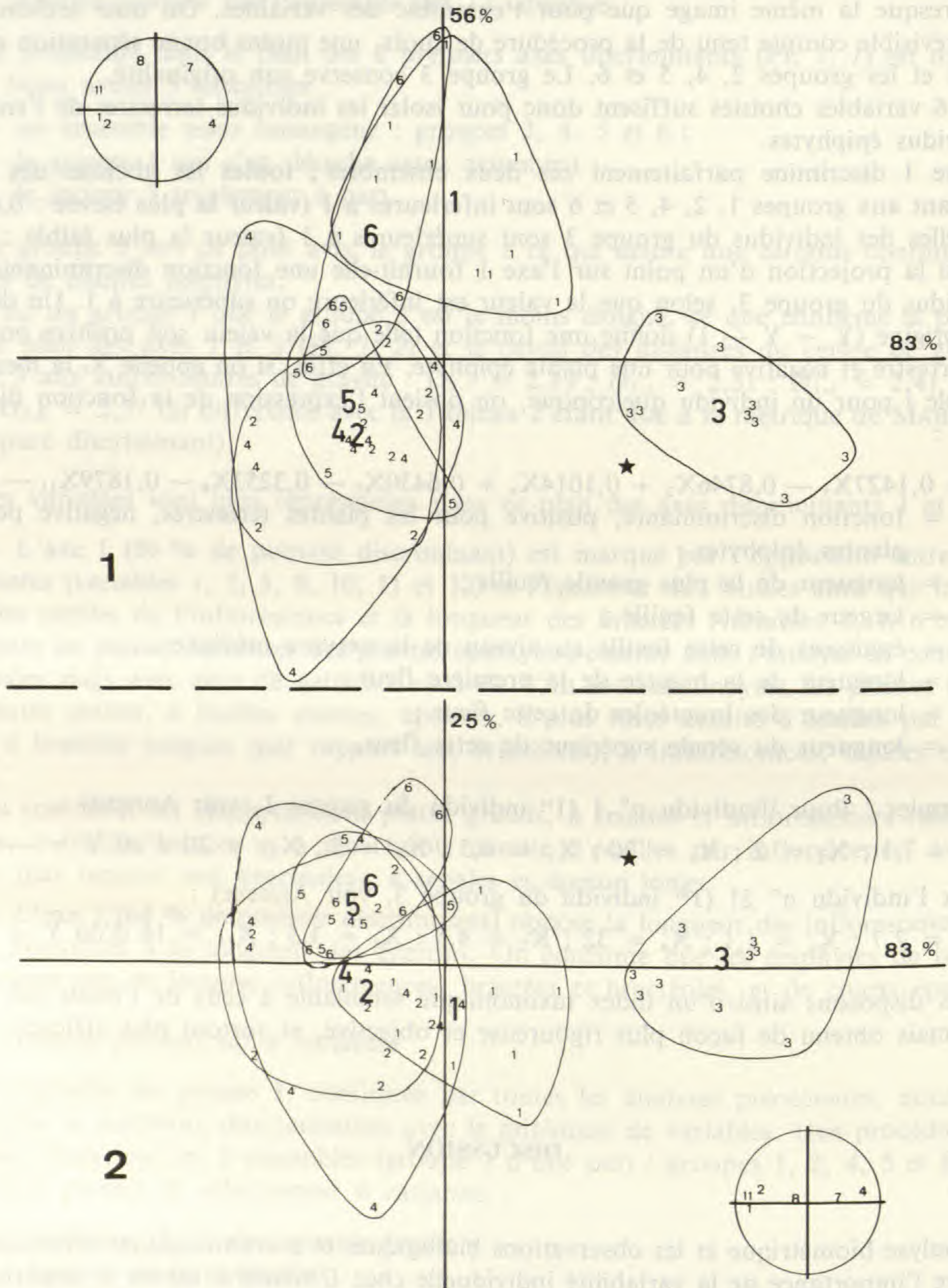
$X_1 = 2{,}7$; $X_2 = 1{,}1$; $X_4 = 32$; $X_7 = 4{,}5$; $X_8 = 3{,}5$; $X_{11} = 16$ d'où $Y = 0{,}816$.

Nous disposons ainsi d'un index taxonomique semblable à ceux de l'étude des points moyens mais obtenu de façon plus rigoureuse et objective, et surtout plus efficace.

DISCUSSION

L'analyse biométrique et les observations biologiques et morphologiques effectuées font apparaître l'importance de la variabilité individuelle chez *Utricularia alpina* et apportent des éléments à ajouter aux travaux antérieurs traitant des processus de la spéciation.

Nous avons énuméré les principaux caractères affectés par des variations importantes, mettant ainsi en évidence l'ampleur du polymorphisme chez cette espèce. La variabilité est



Pl. 8. — **Analyse discriminante sur 6 variables** ; position des plantes et cercles des corrélations : **1**, plan des axes 1 et 2 ; **2**, plan des axes 1 et 3. (Les chiffres de plus grande taille indiquent l'emplacement des centres de gravité). Les étoiles indiquent les positions d'un individu moyen terrestre (population du groupe 3) cultivé en serres depuis 3 ans.

relativement forte au sein d'une même population, comme on peut s'en rendre compte en se référant aux résultats obtenus pour les groupes 2 et 4 (même population ; deux séries d'analyses effectuées à 8 mois d'intervalle) ; cette variabilité est du même ordre de grandeur que celle trouvée entre plantes épiphytes de populations différentes. Malgré tout, l'analyse biométrique montre bien que la totalité des populations épiphytes étudiées constitue un ensemble assez homogène.

Par contre, l'analyse discriminante montre que le groupe d'individus terrestres se distingue de tous les groupes de plantes épiphytes analysés, y compris celui de la même population (Savane aux Ananas). Cette distinction est encore plus marquée si l'on tient compte des caractères non quantitatifs qui n'ont pas été utilisés pour l'analyse biométrique (nature du substrat et couleur des inflorescences).

Malgré cela, les différences morphologiques et biologiques relevées ne sont pas, dans l'état actuel de nos recherches, suffisamment importantes pour inciter à une modification du statut taxonomique de ce groupe de plantes terrestres ; la création d'un nouveau taxon nomenclatural (même infraspécifique) n'est pas souhaitable pour l'instant.

La présence, dans la même population, de deux groupes d'individus proches morphologiquement et vivant dans deux habitats différents (épiphyte ou terrestre) nous a fait penser à la formation d'un nouveau taxon. Les conditions dans lesquelles se trouvent ces deux groupes (1 et 3) d'*Utricularia* permettent en effet de suggérer que nous sommes bien dans le cadre d'une spéciation sympatrique écologique (voir JEANMONOD, 1984) car :

— Il y a très probablement eu une différenciation sur place à partir d'une unique population. La localité (Savane aux Ananas) se situe au cœur du massif forestier de la Basse-Terre, à 3 heures de marche de la plus proche habitation, sur la Trace Victor Hugues, au fond de la Savane aux Ananas. Cette piste n'est fréquentée que par les forestiers qui entretiennent la forêt domaniale et les marcheurs chevronnés. Un tel isolement ne permet pas de présumer d'une introduction accidentelle ; d'autre part, le fait que ces individus soient assez proches des plantes du groupe 1 (ancêtre présumé) est un indice de sa provenance.

— Les différences morphologiques observées ne sont pas seulement des variations d'origine écologiques comme c'est souvent le cas pour d'autres espèces ; en effet, les individus des groupes 1 et 3, cultivés côte-à-côte dans les serres du Muséum de Paris, dans des conditions édaphiques identiques, ont un comportement différent qui se maintient depuis quatre années : les plantes terrestres manifestent une croissance et une capacité de multiplication (végétative et sexuée) bien plus importantes que les plantes épiphytes (Pl. 3, *3*) et elles conservent leurs particularités morphologiques [1]. Il y a assurément une adaptation au milieu terrestre marécageux mais aussi une dissimilitude génétique. On ne peut donc pas simplement parler d'un élargissement de la niche écologique de l'espèce comme c'est le cas chez d'autres *Utricularia* (*U. striatula*, par exemple ; KILLIAN, 1953).

1. Une estimation moyenne portant sur 3 feuilles et 2 fleurs de plantes terrestres, cultivées en serre depuis 4 ans, les seules ayant fleuri, donne les valeurs suivantes : $X_1 = 14,3$; $X_2 = 2,95$; $X_4 = 28,83$; $X_7 = 4,65$; $X_8 = 4$ et $X_{11} = 18$. La fonction discriminante vaut $Y = 0,09$, ce qui place cet échantillon parmi les plantes terrestres (voir également la Pl. 8).

Un certain nombre d'analyses complémentaires restent encore à faire : études cytologiques (nombres chromosomiques), biologiques (reproduction), chimiques, morphologiques (comparaison avec des plantes en culture).

Pour conclure, nous pouvons tout de même résumer les arguments en faveur d'un processus de spéciation sympatrique :

1. L'occupation d'un nouveau biotope : le groupe 3 est installé dans un milieu terrestre marécageux, alors que le groupe parental est épiphyte.

2. L'isolement reproductif : de fortes présomptions existent en faveur de l'autogamie (fleur à corolle personnée ; absence d'animaux pollinisateurs ; anthères et lèvre inférieure du stigmate en contact ; pollen libéré en masse). D'autre part, nous n'avons jamais observé d'individus intermédiaires entre les groupes 1 et 3 (épiphytes à phénotypes terrestres ou inversement).

3. Le fait que depuis sa découverte (1980) le groupe de plantes terrestres se soit maintenu dans le même état : il semble donc bien adapté au nouveau biotope. Il est maintenant nécessaire qu'il demeure dans ces conditions suffisamment longtemps pour que le processus de la spéciation se poursuive.

REMERCIEMENTS : La majeure partie du travail de terrain qui a permis cette étude a été effectuée lors des missions pluridisciplinaires « Muséum-Antilles » auxquelles l'un de nous (J. J.) a pris part et il remercie ici, pour l'aide fréquemment apportée, tous ceux qui y ont participé (en particulier Jean-Paul MAURIÈS et Jean-Marc THIBAUD qui l'ont, à plusieurs reprises, accompagné à la Savane aux Ananas). Nous tenons également à remercier Gérard AYMONIN, Gérard CUSSET et Aline RAYNAL-ROQUES qui ont accepté de lire et corriger le manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

AESCHIMANN, D., MASCHERPA, J. M. & BOCQUET, G., 1981. — Étude biosystématique du Silene vulgaris s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Méthodologie. *Candollea* 36 : 379-396.

BENZECRI, J. P., 1973. — *L'analyse des données*. Tome 1 : *La taxinomie*, 616 p. ; Tome 2 : *L'analyse des correspondances*. Dunod, Paris, 619 p.

BOUROCHE, J. M. & SAPORTA, G., 1980. — *L'analyse des données*. Que sais-je, P.U.F., Paris, 128 p.

DAGET, J., 1979. — *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris, 172 p.

DAVIES, R. G. & BORATYŃSKY, K. L., 1979. — Character selection in relation to the numerical taxonomy of some male Diaspididae (Honoptera : Coccoidea). *Biol. J. of the linnean Soc.* 12 : 95-165.

DE LAGARDE, J., 1983. — *Initiation à l'analyse des données*. Dunod, Paris, 158 p.

FERNÁNDEZ-PÉREZ, A., 1964. — Plantas Insectivoras, I : Lentibulariáceas de Colombia y Perú. *Caldasia* 9 (41) : 5-79.

FOUCART, T., 1982. — *Analyse factorielle. Programmation sur micro-ordinateurs*. Masson, Paris, 245 p.

GOEBEL, K., 1928. — *Organographie der Pflanzen* 1 : 126-132. Fisher, Jena.

GOWER, J. C., 1966. — Some distances properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53 : 325-338.

GRANT, V., 1958. — The regulation of recombination in plants. *Gold Spring Harbor Symposia Quant. Biol.* 23 : 337-363.

GRANT, V., 1963. — *The Origin of Adaptations*. Columbia University Press, New York.

GRANT, V., 1971. — *Plants Speciation*. Columbia University Press, New York et London, 435 p.

HAMON, S., ANTHONY, F. & LE PIERRES, D., 1984. — La variabilité génétique des Caféiers spontanés de la section Mozambicoffea A. Chev. I. Précisions sur deux espèces affines : Coffea pseudozanguebariae Bridson et C. sp. A Bridson. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 6, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 207-223.

JEANMONOD, D., 1984. — La spéciation : aspects divers et modèles récents. *Candollea* 39 : 151-194.

JEANMONOD, D. & MASCHERPA, J. M., 1982. — Révision de la section Siphonomorpha Otth du genre Silene L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale. Méthodologie. *Candollea* 37 : 497-523.

KILLIAN, C., 1953. — Contribution à l'étude de la biologie de quelques Utricularia tropicaux. *Bull. IFAN* 15 : 72-82.

LANCE, G. N. & WILLIAMS, W. T., 1967. — A general theory of classificatory sorting strategies. I. Hierarchical systems. *Computer J.* 9 : 373-380.

LEBART, L., MORINEAU, A. & FÉNELON, J. P., 1979. — *Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes*. Dunod, Paris, 513 p.

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P., 1979. — *Écologie numérique*. 1. *Le traitement multiple des données écologiques*, 197 p. ; 2. *La structure des données écologiques*, Masson, Paris, 247 p.

LLOYD, F. E., 1942. — *The Carnivorous Plants* : 213-270.

MAYR, E., 1942. — *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.

MCINTYRE, W. G. & CHRYSLER, M. A., 1943. — The morphological nature of the photosynthetic organs of Orchyllium endresii as indicated by their vascular structure. *Bull. Torrey Bot. Club* 70 : 252-260.

ROMEDER, J. M., 1973. — *Méthodes et programmes d'analyse discriminante*. Dunod, Paris, 274 p.

SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R., 1973. — *Numerical taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco, 573 p.

TAYLOR, P., 1964. — The genus Utricularia L. (Lentibulariaceae) in Africa (south of the Sahara) and Madagascar. *Kew Bulletin* 18 (1) : 1-245.

TAYLOR, P., 1967. — Lentibulariaceae. *In* Botany of the Guyana Highland — Part VII. *Mem. New York Bot. Garden* 17 (1) : 201-228.

TEMPLETON, A. R., 1981. — Mechanism of speciation. A population genetic approach. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 12 : 23-48.

THODAY, J. M. & BOAM, T. M., 1959. — Effects of disruptive selection. II. Polymorphism and divergence without isolation. *Heredity* 13 : 205-218.

THODAY, J. M. & GIBSON, J. B., 1962. — Isolation by disruptive selection. *Nature* 193 : 1164-1166.

THORPE, R. S., 1980. — A comparative study of ordination techniques in numerical taxonomy in relation to racial variation in the ringed snake Natrix natrix (L.). *Biol. J. of the linnean Soc.* 13 : 7-40.

TIXIER, P., 1982. — Utricularia stellaris L. f. dans les environs de Niamey (République du Niger) : variabilité et adaptation écologique. *In* SYMOENS, J. J., HOOPER, S. S. & COMPÈRE, P., *Studies on Aquatic Vascular Plants* : 49-55. Published by the Royal Botanical Society of Belgium, Brussels.

WHITE, M. J. D., 1978. — *Modes of speciation*. Freeman & Co., San Francisco, 455 p.

ANNEXE

Mesures effectuées sur les 53 plantes (lignes) pour les 12 variables (colonnes)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
GROUPE 1												
1	7,1	2	27	30	9,3	3	4,5	5	22	22	20	24
2	8,8	1,55	18	24	13,6	2	5	6	18	22	21	26
3	5,1	1,4	26	31	9,2	3	4	4,5	15	20,5	18,5	24
4	6,4	1,45	17	19	8,7	2	(4,67)	(4,94)	23	22	20	26
5	6,8	1,6	23	26	10,2	3	4,5	4,5	22	23	20	27
6	8,2	1,55	18	23	11,3	3	4,5	4,5	19	21	19	27
7	7	1,75	20	24	10,6	2	4	5	19	22	20,5	26
8	7,4	1,7	22	24	11,8	3	5	5,5	21	24	22	26
9	4,1	1,25	17	20	6,8	2	5	5	17	21	19	25
10	8,3	1,25	16	18	13,2	3	5,5	4,5	19	21,5	21	29
GROUPE 2												
11	7,4	1,8	20	24	10,5	2	2	3	24	23	20	30
12	13,5	2,55	19	24	14,1	3	3,5	4	32	23	21	29
13	9,1	1,8	16	18	12,4	2	4	4	29	22,5	19	29
14	5,2	1,4	22	25	9,1	3	3,5	3,7	15	23	19	28
15	8,8	1,65	17	20	10,7	3	3,8	4	21	22	20	26
16	6,8	2,2	22	26,5	9,7	3	3,5	4	18	20	18	25
17	6	1,65	25	28	8,8	2	2,7	3	16	21	19	27
18	7,2	2,1	21	24	10,5	2	3,2	4	22	24	21	28
19	6,95	2,1	25	29	11,4	3	3,2	4	21	23	19,5	29
20	3,3	1,1	23	26	5,6	2	3	3,5	15	21	18,5	28
GROUPE 3												
21	2,7	1,1	22	32	5,5	4	4,5	3,5	19	19	16	23
22	4,55	1,3	27	34	9,9	3	4	4,5	14	19	17	27
23	3,45	1	30	33	9	3	4,5	3,8	17	22	18	27
24	4	1,4	28	36	8,1	3	4,2	4	16	21	18	29
25	6,7	1,55	27	31	9,1	4	5	3,5	15	21	18	27
26	3,7	1,25	26	34	7,5	3	4,5	3,5	14	19	17	28
27	5,5	1,95	33	39	9,2	3	4,8	4	15	18	15	27
28	7,4	1,95	26	32	9,9	3	3,8	4	19	20	17	29
29	8,7	1,55	29	33	12,2	3	4	3	15	20	17	28
30	7,4	1,6	23	27	11,4	3	4,5	3,5	18	20,5	18	28
GROUPE 4												
31	7,9	1,8	24	28	9,9	3	3,5	3,7	20	24	20	31
32	8,9	1,3	20	23	10,5	2	2,5	3,5	24	23	20	33
33	5,8	1,45	28	30	10	3	3,4	4	18	25	21	28
34	4,7	1,75	20	22	7,9	2	4	5,1	15,5	23	20,5	28
35	9,8	2,65	24	28	10,5	2	4	4	23	26	22	32
36	11,3	2,2	22	24	10,9	2	1,6	2,2	24	23,5	20	33

37	10,7	2,5	19	22	11	2	3,1	4	20	25	20,5	30
38	5,2	1,85	24	29	7,8	3	3	4	15	21	19,5	26
39	6,7	1,75	18	23	7,2	2	3,3	3,5	11	21	18	32
40	11,8	3	19	24	11,8	2	3,9	4	28,5	26	22,5	30
41	6,9	1,9	23	27	9	2	3	3,9	22,5	22,5	19	31
GROUPE 5												
42	7,2	2,1	24	28,5	10,1	2	3,3	3,6	17	21	18	31
43	8,5	2,2	19	23	9,2	2	3,7	4,1	21	22	19	29
44	9,8	2,6	23	25	12,5	3	4,5	5	26	23	21	29
45	6,1	1,8	22	24	8,6	2	3,8	4,2	20	24	21	31
46	13,2	2,9	20	24	13,3	2	4	4,6	27	25	22	29
47	7,1	2,1	21	26	7,4	2	3,2	3,7	19	22,5	20	30
GROUPE 6												
48	7	1,9	20	23	10,5	2	3,8	4,5	18	22	20	24
49	6,4	2	26	29	10,1	2	3,7	4,9	16	26	21	29
50	5	1,7	21	23	6,9	2	3,6	4,1	18	24	20	31
51	7,3	1,9	20,5	23	11,5	3	5,5	6	23	24	21	29
52	5,9	2	24	27	10,8	3	6	6,5	17	25	21	24
53	8	2,5	25	28	11,2	3	4,8	5,1	21	25	20,5	27

N.B. Les valeurs des variables 7 et 8 (longueurs bractée et bractéoles) de l'individu 4, étant manquantes, ont été remplacées par les valeurs moyennes de ces variables dans le groupe 1 (valeurs entre parenthèses).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 239-245.

Sertum polynesicum I. *Plakothira* Florence (*Loasaceae*), genre nouveau des îles Marquises

J. Florence

Résumé : Le genre monotypique *Plakothira* Florence est décrit des Marquises (Polynésie française). Il est représenté par *P. frutescens* Florence, connu actuellement de l'île de Nukuhiva, en forêt de nuages à *Crossostylis—Cyathea*.

Summary : The monotypic genus *Plakothira* Florence is described from the Marquesas Islands (French Polynesia). It is represented by *P. frutescens* Florence, presently known from Nukuhiva island, in the *Crossostylis—Cyathea* cloud forest.

J. Florence, Centre ORSTOM de Tahiti, B.P. 529, Papeete, Tahiti. Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Dans le cadre du programme « Flore de la Polynésie Française » mené depuis 1981 au centre ORSTOM de Tahiti, nous avons prospecté diverses îles de ce territoire. Dans les Marquises, nous avons ainsi visité Nukuhiva, située dans le NW de l'archipel. Une première mission effectuée fin 1982 nous avait valu d'intéressantes récoltes dans les formations d'altitude, dont un arbrisseau resté non identifié à partir de ses seuls fruits. Revenant dans cette île en mai 1984, nous avons eu la chance de le retrouver en fleurs. Nous l'avons identifié, non sans surprise, comme appartenant aux Loasacées, famille située entièrement dans le Nouveau Monde, à l'exclusion du genre *Fissenia* R. Br. ex Endl., connu des côtes de l'Afrique du Sud et de l'Arabie. Des études menées au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris nous permettent maintenant de considérer cette plante comme nouvelle, non seulement en tant qu'espèce, mais au plan générique, d'en préciser les affinités et d'en souligner l'isolement géographique.

PLAKOTHIRA Florence, *gen. nov.*

A Klaprothia H. B. & K. *et* Sclerotriche Presl *multioribus epipetalibus staminibus, staminodiorum fascibus intermixtis episepalibus staminibus, numerosissimis ovulis, majoribus floribus et fruticoso habitu ; a primo staminodiorum claviformi vel abortivam antheram gerente apice et a secundo recta capsula differt.*

Suffrutex oppositis foliis. Inflorescentiae terminales in biparibus cymis instructae. Flores bisexuales et tetrameri. Calycis lobi in aestivatione aperti. Corollae lobi liberi, in aestivatione contorti, duobus lateralibus intus membranulam producentibus nervis. Stamina dimorpha, libera, in biseriatos epipetales fasces disposita et staminodiorum biseriatos fasces intermixta. Staminodia episepalia in biseriatos fasces disposita, libera vel mollibus marginalibus pilis adhaerentia. Ovarium inferum, 4 parietalibus prominentibus placentis loculo et numerosissimis multiseriatis ovulis. Capsula recta, in 4 valvas dehiscens. Semina obvio albumine et recto embryone.

Species-typica : *P. frutescens* Florence.

Plakothira frutescens Florence, *sp. nov.*

Suffrutex 1,5-3 m altus, unicaulis vel vix ramosus, ad basim parvis aeriis radicibus. Folia opposita decussata, 1,5-5 cm longo glabro petiolo. Laminae scabrae, ellipticae vel obovales, 6-15 cm longae et 3,5-7,5 cm latae, cuneata plerumque assymetrica basi, acuto vel obtuso apice et tribus quadrantibus terminalibus serrata margine. Cymae terminales, erectae, 8-12-florum, 10-15 cm longae, 7-9 cm longo primo pedunculo. Flores protandri, 1,3-2 cm longo pedunculo. Calyx subgloboso vel obconico, 5 mm alto et 7 mm diametro tubo, triangularibus, 10 mm longis et 5 mm latis, lobis. Corolla alba oblongis-ovatis, 18 mm longis et 11 mm latis, extus pilosis, intus glabris lobis quorum duo laterales nervi fimbriatam membranulam producent. Stamina 55-80, dimorpha quorum 40-64 petalis et 15-30 sepalis superposita. Stamina epipetalia in biseriatos 10-16 corum quoque petalo staminum fasces disposita, libris et linearibus filamentis, bilocularibus basifixis et longitrorse dehiscentibus antheris. Stamina episepalia in biseriatos, staminodiis intermixtos 3-8 coram quoque sepalo fasces disposita, staminodiis similibus filamentis. Staminodia episepalia 20-30, in 4-8 per sepalum biseriatos fasces disposita, e latiore basi linearia, complanata, libera vel marginalibus mollibus pilis adhaerentia, claviformi vel abortivam antheram gerente apice. Ovarium inferum, uniloculare, 10-12 mm longo lineari stylo et 4 erectis stigmaticis lobis ; 4 placentis ellipticis, ultra 500, 12-16-seriatis ovulis. Capsula obconica, 8-nervosa, 10 mm alta et 12 mm crassa, primum apice in 4 valvis quae deinde usque ad basim separantur dehiscens. Semina ovata, 1 × 0,6 mm, fusco et reticulato testo, 0,5 × 0,3 mm recto embryone, cujus radicula cotyledones aequat.

TYPUS : *Florence 6915*, Nukuhiva, route Toovii—Terre déserte, 10 km après le col, 1000 m, fl., 5.6.1984 (holo-, P! ; iso-, BISH!, Papeete!).

Arbrisseau de 1,5 à 3 m de hauteur, monocaule ou faiblement ramifié, muni à la base de petites racines aériennes ; jeunes rameaux ronds, fistuleux et verts sur le frais. Feuilles opposées décussées, souvent un peu inégales dans une paire, à pétiole atteignant 1,5-5 cm. Limbe elliptique à obovale, large de 3,5-7,5 cm et long de 6-15 cm (plus grand sur les jeunes pousses), muni dessous à l'aisselle des nervures secondaires et le long de la médiane de poils droits, plus ou moins caducs et sur les deux faces de poils strigueux, denses chez les jeunes feuilles, devenant épars chez les feuilles adultes, leur donnant un toucher scabre ; marge dentée dans les 3/4 supérieurs ; base cunéée et généralement asymétrique ; sommet aigu à obtus ; 5-9 paires de nervures secondaires, réseau apparent. Inflorescences dressées, scabriduleuses, en cymes bipares terminales, 8-12-flores, 10-15 cm de longueur, à pédoncule primaire atteignant 7-9 cm ; bractées et bractéoles persistantes, linéaires, atteignant 3-4 mm, à sommet arrondi. Fleurs bisexuées, tétramères, protandres, à pédoncule éparsement scabriduleux, atteignant 1,3-2 cm ; périanthe étalé à l'anthèse, atteignant 4 cm de diamètre. Calice vert franc *in vivo*, à tube subglobuleux à obconique, à section circulaire, haut de 5 mm et large de 7 mm, à pubescence scabriduleuse plus ou moins caduque ; lobes triangulaires, hauts de 10 mm et larges de 5 mm, munis sur les deux faces de la même pubescence que le tube. Corolle blanche *in vivo*, à pétales oblongs-obovales, larges de 11 mm et longs de 18 mm, en forme de cuillère et un peu cucullés, à poils mous et courts extérieurement, glabres intérieurement, à deux nervures latérales différenciant chacune intérieurement une membrane fimbriée naissant dans le quart inférieur et se continuant presque jusqu'au sommet. 40-64 étamines épipétales, atteignant 10-14 mm de longueur, 10-16 par pétale, en deux faisceaux ; filet linéaire, glabre ou rarement très éparsement et courtement scabriduleux ; anthère subglobuleuse, basifixe, biloculaire et à déhiscence longitudinale. 15-30 étamines épisépales, 3-8 par sépale et mêlées aux staminodes ; elles diffèrent des épipétales par leurs



Pl. 1. — **Plakothira frutescens** Florence : **1**, rameau florifère × 2/3 ; **2**, fleur, un pétale enlevé × 0,9 ; **3**, pétale face interne × 1,3 ; **4**, étamine épipétale de face × 2,2 ; **5**, étamine épisépale de face × 2,2 ; **6**, **7**, staminodes de face × 2,2 ; **8**, style × 2,5 ; **9**, capsule mûre × 1 ; **10**, graine × 25. (1-8, *Florence 6915* ; 9, 10, *Florence 4380*).

filets semblables aux staminodes. 20-30 staminodes épisépales, égalant plus ou moins les étamines, 4-8 par sépale en deux faisceaux ; filets linéaires, aplatis et élargis à la base, libres ou adhérents sur les 2/3 inférieurs par de longs poils mous marginaux si densément emmêlés que les staminodes apparaissent comme soudés, en particulier dans les boutons floraux ; sommet élargi en massue ou portant une anthère avortée. Ovaire infère, uniloculaire, obconique, à sommet plan densément couvert de poils courts raides apprimés et à 4 lignes de suture carpellaire bien marquées ; style atteignant 12 mm, muni de poils courts apprimés et à 4 lobes stigmatiques dressés et glabres ; 4 placentas elliptiques, à section semi-circulaire, proéminents, portant plus de 500 ovules, au moins 12-16-sériés. Capsule obconique, 8-nervée, 1 cm de hauteur et 1,2 cm de diamètre, à lobes calycinaux plus ou moins accrescents et persistants ; déhiscence septicide commençant par 4 fentes apicales qui se prolongent ensuite jusqu'à la base. Graine ovato-globuleuse, 1 × 0,6 mm, à testa brune réticulée, albuminée ; embryon droit, 0,5 × 0,3 mm, à radicule égalant les cotylédons.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : Marquises, Nukuhiva : *J. Florence 4380*, route Toovii—Terre déserte, 10 km après le col, 1010 m, 10.12.1982 (fr.), BISH, NY, P, Papeete, US ; *6774*, Toovii, vallon du bassin, 935 m, 27.5.1984 (stér.), BISH, P, Papeete ; *6915* (type).

Espèce variable par le nombre d'étamines épipétales et épisépales, ces dernières variant beaucoup d'un faisceau à l'autre et d'une fleur à l'autre.

Le nom du genre est un anagramme de *Klaprothia* H. B. & K., type de la tribu à laquelle nous rattachons la plante nouvelle. L'épithète spécifique fait référence au port ligneux, exceptionnellement réalisé dans la famille des *Loasaceae*. Mais, comme pour beaucoup de familles habituellement herbacées dans les flores continentales, l'acquisition du caractère ligneux n'est pas rare dans les flores insulaires (CARLQUIST, 1974).

PALYNOLOGIE (par A. LE THOMAS) [1]

FORME : Elliptique en vue méridienne ; trilobé en vue polaire ; longiaxe. P = 45 μm, E = 33 μm.

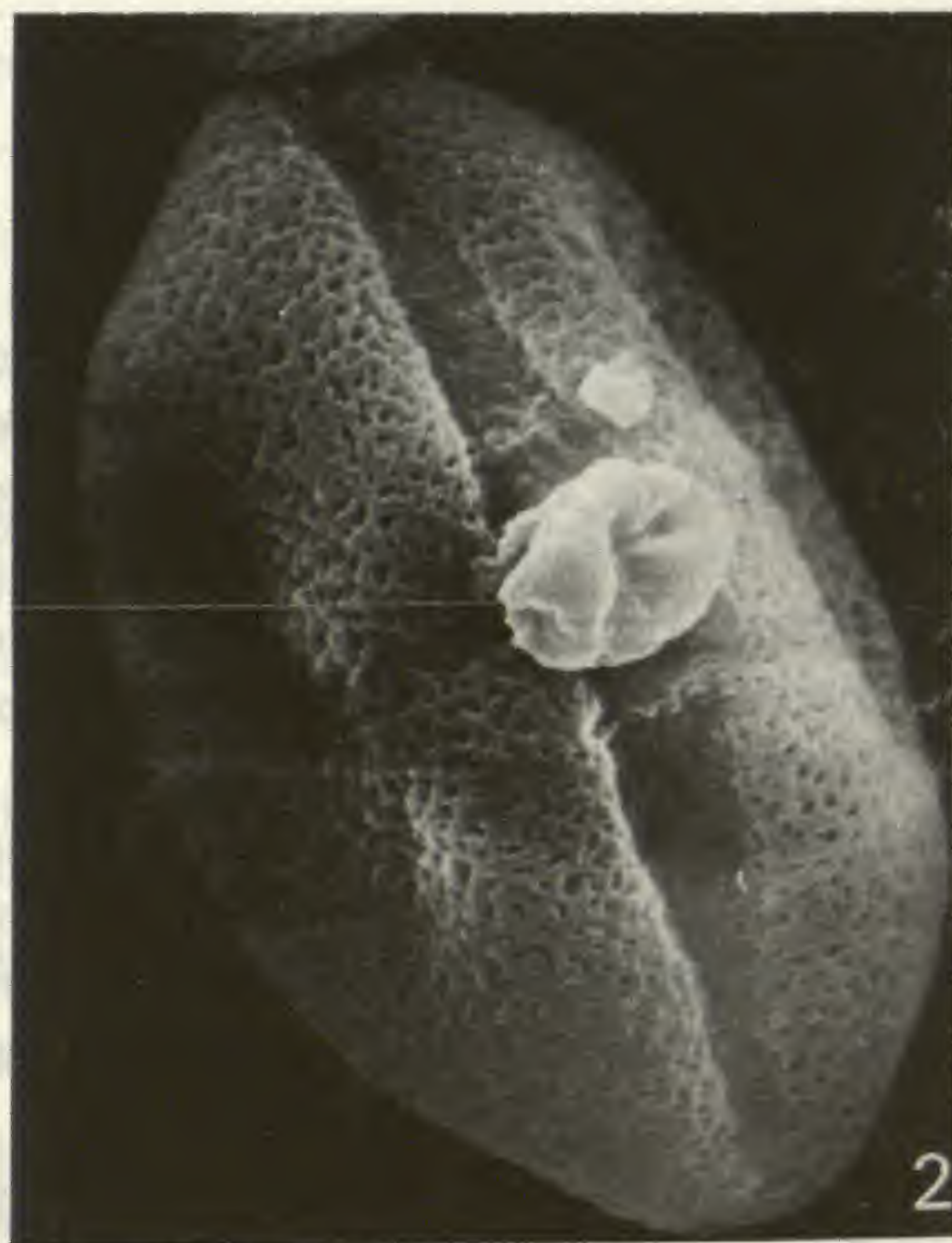
APERTURES : Tricolporé. Ectoaperture : sillon atteignant presque les pôles, large de 2,5 à 3 μm ; membrane aperturale granuleuse. Endoaperture ± circulaire (d'env. 3 μm) ; bords de l'endoaperture épaissis en costae.

EXINE : Ectexine d'env. 2 μm d'épaisseur ; tectum mince (0,5 μm) ; columelles très nettes, régulières, hautes d'env. 1 μm ; réseau à mailles irrégulières ; nexine presque aussi épaisse (1 μm).

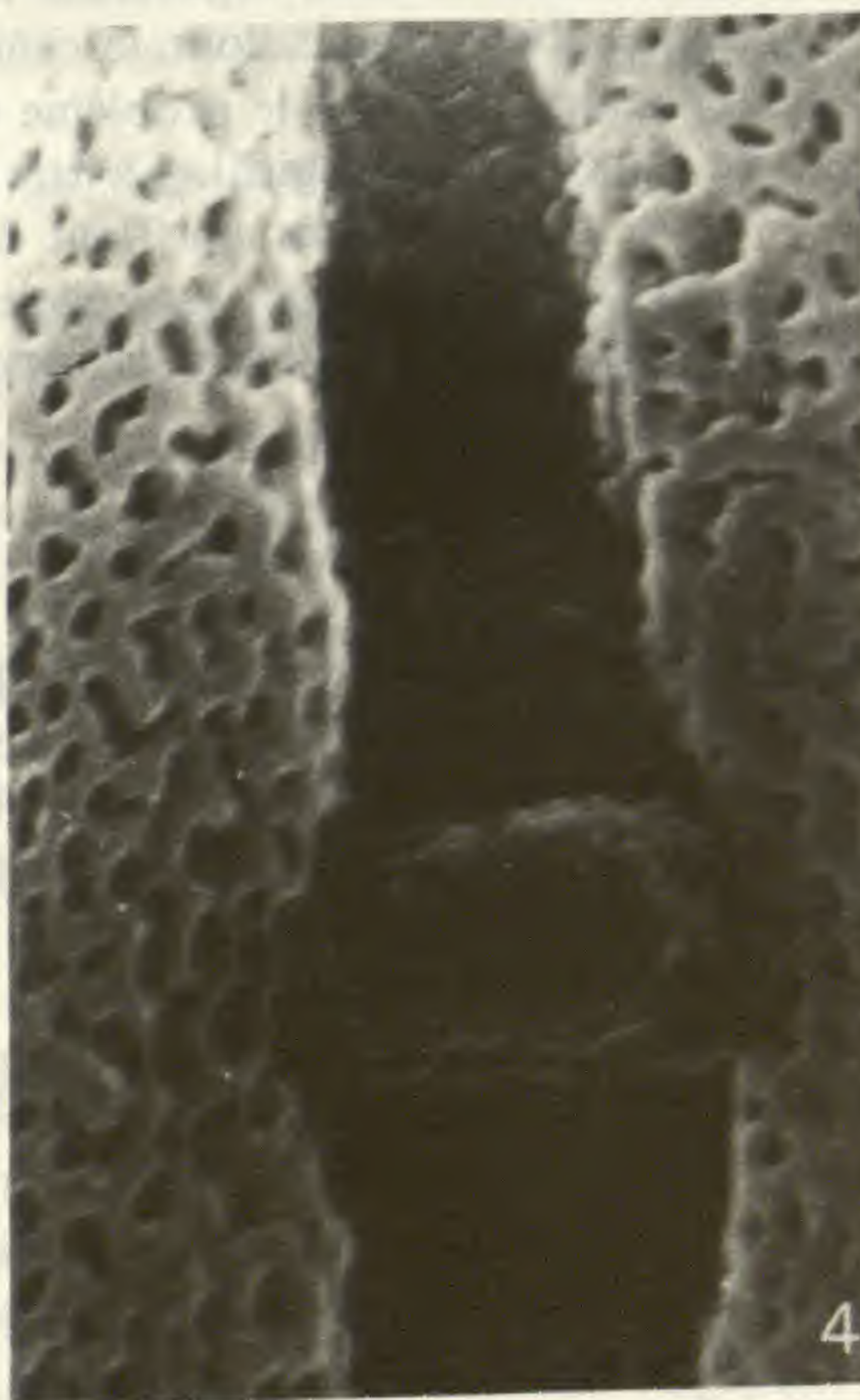
L'examen optique du pollen acétolysé de *Sclerothrix* et *Klaprothia* ne montre aucune différence essentielle avec le pollen de ce nouveau genre et confirme l'homogénéité palynologique de cette famille.

1. Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., 16, rue Buffon, 75005 Paris.











Pl. 2. — Pollen de **Plakothira frutescens** Florence (MEB) : **1**, vue méridienne intercolpiale × 3000 ; **2**, pollen turgescent, aperture vue de face × 3000 ; **3**, vue oblique polaire × 3000 ; **4**, aperture et réseau (pollen turgescent) × 10000 ; **5**, cassure exinique × 10000. (*Florence 6915*, P).

RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE

Genre connu actuellement de l'île de Nukuhiva, dans les Marquises du Nord. L'isolement phytogéographique est remarquable, puisque le centre de répartition principal de la famille et de la tribu à laquelle se rattache le taxon se situent plus de 6000 km à l'Est, en Amérique centrale. Le seul autre genre de l'Ancien Monde, *Fissenia* R. Br. ex Endl., est connu des côtes de l'Afrique du Sud et en Arabie où il constitue la tribu des *Fissenieae*, très éloignée des taxons néotropicaux. Ainsi, la présence de cette famille dans ces îles souligne les affinités discrètes mais réelles, entre la Polynésie et le Nouveau Monde : Composées arborescentes des genres *Bidens* L., *Fitchia* Hooker ou *Oparanthus* Sherff issus de « fondateurs » américains, *Nicotiana* L., *Pavonia* Cav.

La plante a été récoltée dans la chaîne centrale de l'île, sur les pentes abruptes de torrents en forêt de nuages, vers 900-1000 m, en forêt basse à *Crossostylis biflora* J. R. & G. Forster, *Weinmannia parviflora* var. *marquesensis* F. Brown et *Cyathea affinis* (G. Forster) Swartz dominants dans l'ensemble arborescent ; en sous-bois, on note *Cyrtandra thibaultii* Fosberg & Sachet, *Psychotria spp.*, *Myrsine nukuhivensis* Fosberg & Sachet, *Hypolepis tenuifolia* (G. Forster) Bernh., ... Elle paraît rare et localisée en quelques points des versants au vent et sous le vent, régénérant néanmoins abondamment dans ces stations.

La présence d'une plante dont le centre de répartition se trouve à plus de 6000 km à l'est pose de manière évidente le problème de son origine et le méchanisme de dispersion des diaspores de l'ancêtre néotropical. La très petite taille des graines peut laisser supposer un transport par le vent, les alizés soufflant de l'Est au Sud-Est ; mais un transport passif par le plumage des oiseaux pourrait être également invoqué. Un ancêtre éteint de la tribu des *Klaprothieae* pourrait en constituer la souche.

DISCUSSION ET POSITION DU GENRE

Le genre décrit appartient à la famille des *Loasaceae* où il présente les plus grandes affinités avec la tribu des *Klaprothieae*. Celle-ci se caractérise par des fleurs tétramères, des étamines et des staminodes différenciées, les premières épipétales, les secondes episépales ; l'ovaire est infère, uniloculaire, à 4 placentas pariétaux, linéaires et pauciovulés. La capsule est droite ou tordue, à déhiscence apicale par 4 valves se continuant plus bas. Le nouveau genre se différencie des deux autres genres de la tribu par la présence d'étamines épisépales mêlées au faisceau staminodial et par un gynécée à placentas elliptiques distinctement proéminents, portant de très nombreux ovules plurisériés. Ce dernier caractère se trouve aussi chez les *Loaseae* et *Mentzelieae*. Néanmoins, la présence d'étamines épipétales et de staminodes épisépales non profondément modifiées comme chez les *Loaseae* en pièces pétaloïdes et la tétramérie sont deux caractères réalisés seulement chez les *Klaprothieae* et nous inclinent à y ranger notre genre.

Cette tribu comprend deux genres monotypiques, *Klaprothia* H. B. & K. et *Sclerothrix* Presl, avec les deux espèces *K. mentzelioides* H. B. & K. et *S. fasciculata* Presl, localisées en Amérique centrale, du Mexique à la Bolivie. Dans le tableau suivant, nous avons regroupé les principaux caractères distinctifs entre les trois genres.

Caractères		*Sclerothrix*		*Plakothira*		*Klaprothia*
Étamines épisépales		absentes	D	présentes	D	absentes
Étamines épipétales	total	4-14	D	40-64	D	12-28
	par pét.	1-4	D	10-16	D	3-7
Staminodes	total	6-10	D	20-30	D	16-20
	par sép.	1-3	D	4-8	D	4-5
Ovules		1-2-sériés ($\leq$ 20)	D	plurisériés (> 500)	D	1-sériés ($\leq$ 10)
Morphologie staminodiale	sommet	simple	R	simple	D	trilobée
	base	libre	R	libre	D	libre à faiblement soudée
Capsule		tordue	D	droite	R	droite
Fleur		$\leq$ 5 mm	D	3-4 cm	D	$\leq$ 5 mm
Port		herbacée	D	ligneux	D	herbacé
Répartition		Amérique centrale	D	Marquises	D	Amérique centrale

D = Différences ; R = Ressemblances.

Ainsi, on note 10 caractères différents et 2 semblables parmi ceux recensés, entre les genres *Sclerothrix* et *Plakothira* d'une part, 11 différents et 1 semblable entre *Plakothira* et *Klaprothia* d'autre part. 9 caractères différents sont cocomitants et mesurent la « distance » du genre nouveau aux deux autres. Sa création paraît légitime, dans la mesure où la ségrégation du matériel existant dans cette tribu apparaît clairement.

Remerciements : Nous tenons à remercier ici ceux qui, là-bas, nous ont aidé dans nos prospections, en particulier MM. P. Labadie et D. Terasson du Service de l'Économie Rurale à Nukuhiva et Tahiti ainsi que mon compagnon de terrain, M. Teikiteetini. Dans l'élaboration de ce travail, nous ne saurions oublier Mlle M. Chalopin qui a préparé le matériel pollinique, Mme A. Le Thomas qui en a effectué l'analyse et MM. N. Hallé et J. Roux qui ont bien voulu relire et corriger le texte latin.

BIBLIOGRAPHIE

Carlquist, S., 1974. — *Island Biology*. Columbia University Press, New York, 660 p.

Gilg, E., 1925. — Loasaceae. *Pflanzenfam.*, ed. 2, 21 : 522-43 ; fig. : 242-248, Leipzig.

Hutchinson, J., 1967. — *The genus of flowering plants*. Vol. 2, *Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford : 353-362.

Urban, I., 1900. — Monographia Loasacearum. *Nov. Acta Kais. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. Naturforsch*. LXXVI : 368 p., 8 *tab*., Halle.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 247-250.

Scagea, a new genus of *Euphorbiaceae* from New Caledonia

G. McPherson

Summary : The new genus *Scagea* is described and contrasted with the genera with which it has been hitherto confused. Two new combinations are made.

Résumé : Le nouveau genre *Scagea* est décrit et comparé avec les autres genres dans lesquels ses membres ont été placés auparavant. Deux nouvelles combinaisons sont établies.

Gordon McPherson, Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166-0299, U.S.A.

During preparation of a treatment of the genus *Austrobuxus* (*Euphorbiaceae*) for the Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances, it became apparent that two related species, *Austrobuxus depauperatus* (Baillon) Airy Shaw and *A. oligostemon* (Guillaumin) Airy Shaw were out of place in the genus, and in fact constituted a taxon of generic status in its own right. This new genus is described here, and its possible affinities are discussed.

SCAGEA McPherson, *gen. nov.* — Pl. 1.

Frutices vel arbores 1-10 m altae. Folia alterna, stipulata. Planta monoecia. Inflorescentia axillaris, saepe subterminalis, unisexualis vel mixta, staminata breviter racemosa subfasciculata vel umbelliformi, pistillata pauciflora racemosa, mixta subracemosa vel ramosa floribus pistillatis 1-2 terminalibus staminatis fasciculatis umbelliformibus proximalibus. Alabastra clausa, tepalis imbricatis. Flos staminatus tepalis chartaceis concavis 6 biverticillatis, staminibus plerumque 6, granulis pollinis echinato perforato minute, ovario rudimento plerumque praesenti. Flos pistillatus tepalis chartaceis 6 biverticillatis, glandibus disci 3, ovario triloculato, stylis integris brevibus crassis in fructu separatis evidenter, stigmatibus relative grandibus rotundato-triangularibus, ovulis in quoque loculo solitariis. Fructus trilobus, columna dilatata distaliter ; semen cicatrice funiculi ovali et interdum caruncula parva spumea superjecta ; endospermium adest ; embryo fere rectus, cotyledonibus latis tenuibus.

Species-typica : *Scagea depauperata* (Baillon) McPherson.

Shrub or tree 1-10 m tall. Leaves alternate, stipulate. Plant monoecious. Inflorescence axillary, often subterminal, of one or both of staminate or pistillate flowers, the staminate shortly racemose, subfasciculate, or umbel-like ; the pistillate one-to-few-flowered, racemose ; the mixed inflorescence more or less racemose or branched with 1-2 terminal pistillate flowers and umbel-like clusters of staminate flowers proximally. Staminate flower : tepals 6, chartaceous, concave, 3 outer and 3 inner, imbricate and covering the stamens in bud ; stamens (4-)6 ; pistillode usually present. Pistillate flower : tepals 6, chartaceous,

imbricate and covering the ovary in bud ; glands of the disc three ; staminodes absent ; ovary pubescent ; styles short and thick, undivided ; stigmas relatively large, roundly triangular in outline ; ovules one per locule. Fruit three-lobed, pubescent, the stigmas well-separated from each other ; column expanded distally ; seed with an oval funicular scar sometimes surmounted by a small frothy-appearing caruncle ; endosperm present ; embryo nearly straight, broad and thin.

The genus consists of two species :

Scagea depauperata (Baillon) McPherson, *comb. nov.*

— *Longetia depauperata* BAILLON, Adansonia 11 : 100 (1873-76).
— *Austrobuxus depauperatus* (BAILLON) AIRY SHAW, Kew Bull. 25 : 508 (1971).

TYPE : *Balansa 1892d* (holo-, P).

Scagea oligostemon (Guillaumin) McPherson, *comb. nov.*

— *Baloghia oligostemon* GUILLAUMIN, Bull. Mus. Hist. Nat., Paris, ser. 2, 21 : 263 (1949).
— *Austrobuxus oligostemon* (GUILLAUMIN) AIRY SHAW, Kew Bull. 33 : 531 (1979).
— *Longetia gynotricha* GUILLAUMIN, Bull. Mus. Hist. Nat., Paris, ser. 2, 28 : 130 (1956) ; syntypes : *MacKee 2352* (P), *2649* (P), *2650* (P), *2651* (P). *MacKee 2649* here designated lectotype.
— *Austrobuxus gynotrichus* (GUILLAUMIN) AIRY SHAW, Kew Bull. 25 : 508 (1971).

TYPE : *Buchholz 1730* (holo-, P).

TABLE I

	Scagea	*Austrobuxus*	*Longetia*	*Baloghia*
Leaves	alternate	opposite	opposite	alternate (excepting *B. lucida*)
Stipules	well-developed (caducous but leaving conspicuous scars)	minute or absent	absent	absent
Monoecious or dioecious condition	monoecious	dioecious	monoecious	monoecious or dioecious
Perianth of pistillate flowers	chartaceous, corolla absent ; pistil enclosed in bud	coriaceous, corolla absent ; pistil exposed in bud	coriaceous, corolla absent ; pistil exposed in bud	sepals coriaceous, corolla present, chartaceous ; pistil enclosed in bud
Ovules/locule	one	two	two	one
Pollen	echinate	echinate	scabrate	clavate



Pl. 1. — **Scagea oligostemon** (Guillaumin) McPherson : **1**, flowering branchlet × 1 ; **2**, pistillate flower × 4 ; **3**, staminate flower × 4 ; **4**, fruiting branchlet × 1. (1-3, *McPherson 2380* ; 4, *McPherson 3606*). — **S. depauperata** (Baillon) McPherson : **5**, flowering branchlet × 3/4 ; **6**, pistillate flower × 4 ; **7**, staminate flower × 4 ; **8**, fruiting branchlet × 3/4 ; **9**, fruit × 2 ; **10**, seed × 3. (5-7, *McPherson 4248* ; 8-10, *McPherson 3569*).

As will be seen above, *S. depauperata* was first named in the genus *Longetia*, which has as its type species *L. buxoides* Baillon, a species sometimes included, mistakenly in my view, within *Austrobuxus* (*Longetia* differs in its monoecious condition and in characters of leaf structure, pubescence, inflorescence structure, and pollen morphology). *S. oligostemon* was first named in the genus *Baloghia*, which is typified by *B. lucida* Endl. The features permitting one to separate *Scagea* from *Austrobuxus, Longetia*, and *Baloghia* are summarized in Table 1.

The relationships of *Scagea* are not clear. That it is not closely related to *Austrobuxus*, despite the similarities in their pollen that led PUNT (1962) to place *S. oligostemon* (as *Longetia gynotricha*) in a pollen type adjacent to that containing typical *Austrobuxus spp.*, is most clearly shown by their differing numbers of ovules per locule. This difference, historically considered fundamental to the taxonomy of the family, gains support for its implications from other characters listed in Table 1. In a like manner, *Longetia* sensu stricto can be dismissed from consideration as a near relative of *Scagea*. *Baloghia* resembles *Scagea* in having uniovulate locules, but differs significantly from it in several ways (Table 1). No genera of the Australian, New Guinian, or Fijian floras present themselves as obviously close relatives, but because of its uniovulate locules and echinate, minutely perforate pollen, it seems likely that *Scagea* will eventually come to rest in either the *Crotonoideae* or the *Acalyphoideae* of WEBSTER's system (WEBSTER, 1975).

The genus is named in honour of Mr. H. K. AIRY SHAW, distinguished student of the *Euphorbiaceae*. The Anglo-Saxon word « scaga » (meaning « thicket » or « grove ») is the origin of the surname « Shaw ».

LITERATURE CITED

PUNT, W., 1962. — Pollen morphology of the Euphorbiaceae with special reference to taxonomy. *Wentia* 7 : 1-116.

WEBSTER, G. L., 1975. — Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae. *Taxon* 24 : 593-601.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 3 : 251-253.

Sur deux espèces de *Pennisetum* (*Gramineae*) endémiques du Cameroun

J. ASONGANYI

Résumé : Description d'une espèce nouvelle de *Pennisetum* montagnard du Cameroun, et note sur une espèce endémique peu connue : *P. ledermannii.*

Summary : Description of a new montane species of *Pennisetum* from Cameroun, and note on an endemic species little known : *P. ledermannii.*

Joseph Asonganyi, Herbier National du Cameroun, B.P. 1601, Yaoundé, Cameroun.

Ces deux espèces de *Pennisetum* ont été récoltées au Cameroun par H. JACQUES-FÉLIX. Celui-ci ayant bien voulu m'en confier l'étude, il m'est agréable de lui dédier celle qui m'a paru inédite.

Pennisetum felicianum Asonganyi, *sp. nov.*

A P. monostigmae Pilg., *spiculis pedicellatis, setis involucrorum plumosis differt. Gramen probabiliter perenne. Folia vaginis internodiis longioribus ; laminis planis. Inflorescentia spiciforma, densa, purpurascens. Rachis teres, rimosa, sparse pilosa, stipitibus involucrorum obsita. Involucra sessilia ; setis inaequalibus, brevioribus externis scaberulis, longioribus internis plumosis, saepe totis plumosis, una longissima glabra. Spicula solitaria, manifeste pedicellata. Glumae redactae. Anthoecium inferum ad lemma redactum ; anthoecium superum subcoriaceum. Stylus unus, apice exsertus.*

TYPE : *Jacques-Félix 8976,* Cameroun : tchabal Mbabo, 2400 m, 2.11.1967 (holo-, P ; iso-, YA).

Herbe probablement vivace, modérément et lâchement cespiteuse ; haute d'environ 75 cm. Chaumes dressés, grêles, avec de 12 à 15 nœuds ; entrenœuds glabres, sauf le dernier, pubescent sous l'inflorescence. Gaines des feuilles imbriquées, plus longues que les entrenœuds, éparsement poilues, plus densément sur les marges et au niveau de l'articulation avec le limbe ; ligule réduite à une marge ciliée ; limbe rubané, large de 0,9 cm, long de 35 cm, rétréci à l'articulation, longuement atténué vers le sommet ; face supérieure et marges scabres, face inférieure lisse, avec côte médiane proéminente.

Inflorescences terminales sur le dernier entrenœud bien dégagé de la gaine, spiciformes, cylindracées, denses, 1,2 cm de diamètre, longues jusqu'à 16 cm, purpuracées. Rachis arrondi, longitudinalement ridé, éparsement poilu ; stipes des involucres persistants, filiformes, un peu poilus. Involucres caducs, délicatement barbus à la base, formés de 18 à 23

soies inégales, variant de 4 à 9 mm ; les externes plus courtes et parfois seulement scabérulées, les internes plus longues et plumeuses, souvent toutes plumeuses ; une soie interne plus longue et plus robuste que les précédentes, 11 mm, glabre.

Épillet manifestement pédicellé, lancéolé, long de 4 mm, glabrescent ; pédicelle linéaire, long de 1,5-2 mm, scabérulé vers le sommet. Glumes réduites, membraneuses, énerviées, obtuses ; l'inférieure égale au 1/5 de l'épillet, ou parfois très rudimentaire ; la supérieure égale au 1/4 ou au 1/3 de l'épillet. Anthécie inférieure réduite à la lemma, un peu plus courte que l'épillet, subcoriace et lisse vers le bas, aiguë et scabérulée à l'apex ; 3 nervures, peu et seulement visibles du côté interne. Anthécie supérieure complète ; lemma longue de 4 mm, subcoriace et lisse vers le bas, aiguë et scabérulée au sommet ; 3-5 nervures peu et seulement visibles du côté interne ; paléa de même longueur que la lemma, subcoriace, acuminée au sommet. Anthères glabres. Style simple, avec sortie apicale du stigmate plumeux. Caryopse non connu.

Cette espèce n'est connue que par le spécimen-type qui a été récolté au tchabal Mbabo, à l'ouest de l'Adamaoua, sur les crêtes basaltiques du versant nord, entre Ardo Niakol et Hama Aoudi, vers 2400 m d'altitude.

Elle se range dans la section *Gymnothrix* de STAPF, où elle se réfère surtout à *P. monostigma* Pilg., dont elle se distingue très nettement par son épillet manifestement pédicellé et par les soies plumeuses de l'involucre. Toutefois, ce dernier caractère est moins absolu, car on a noté qu'il pouvait varier chez plusieurs des espèces de ce même groupe. Alors que *P. monostigma* est relativement bien connu des montagnes de l'ouest africain : Mt. Loma au Sierra Leone, plusieurs montagnes du Cameroun, *P. felicianum* serait étroitement endémique.

Pennisetum ledermannii Mez, Bot. Jahrb. 57 : 191 (1921) ; Stapf, Fl. Trop. Afr. 9 : 983 (1934).

Cette espèce appartient également à la section *Gymnothrix*. Elle se distingue des espèces affines par son anthécie inférieure réduite à une lemma nettement plus courte que l'épillet et seulement 1-3-nerviée ; les soies de l'involucre sont scabérulées, non plumeuses. Elle est vraisemblablement rare. Découverte par LEDERMANN en 1908, elle a été retrouvée par JACQUES-FÉLIX en 1967, sensiblement dans la même région et dans un habitat identique, c'est-à-dire dans le lit rocailleux de ruisseaux de montagne vers 1500 m.

Ledermann 2776 (holotype, B), Tschappe Pass (= Guendérou) ; *Jacques-Félix 8892* (P, YA), versant nord du Mt. Djinga, à l'est de Tignère.



Pl. 1. — **Pennisetum felicianum** Asonganyi : **1**, aspect général × 1/3 ; **2**, épillet et soies × 6 ; **3**, fragment du rachis × 6,5 ; **4**, épillet sans les soies × 6,5 ; **5**, glume supérieure × 6,5 ; **6**, glume inférieure × 6,5 ; **7**, lemma supérieure × 6,5 ; **8**, lemma inférieure × 6,5 ; **9**, paléa × 6,5 ; **10**, étamine × 6,5 ; **11**, pistil × 6,5. (*Jacques-Félix 8976*, P).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4^{e} sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 3 : 255-258.

Studies on the Flora of the Guianas 15.
A new species of *Cecropia* (*Cecropiaceae*) from French Guiana

C. C. BERG

Summary : The new species *Cecropia granvilleana* C. C. Berg is described and a key to the *Cecropia* species of the Guianas is presented.

Résumé : Une nouvelle espèce, *Cecropia granvilleana* C. C. Berg, est décrite et une clé des espèces de *Cecropia* des Guyanes est présentée.

C. C. Berg, Institute for Systematic Botany, State University of Utrecht, Heidelberglaan 2, Utrecht, the Netherlands.

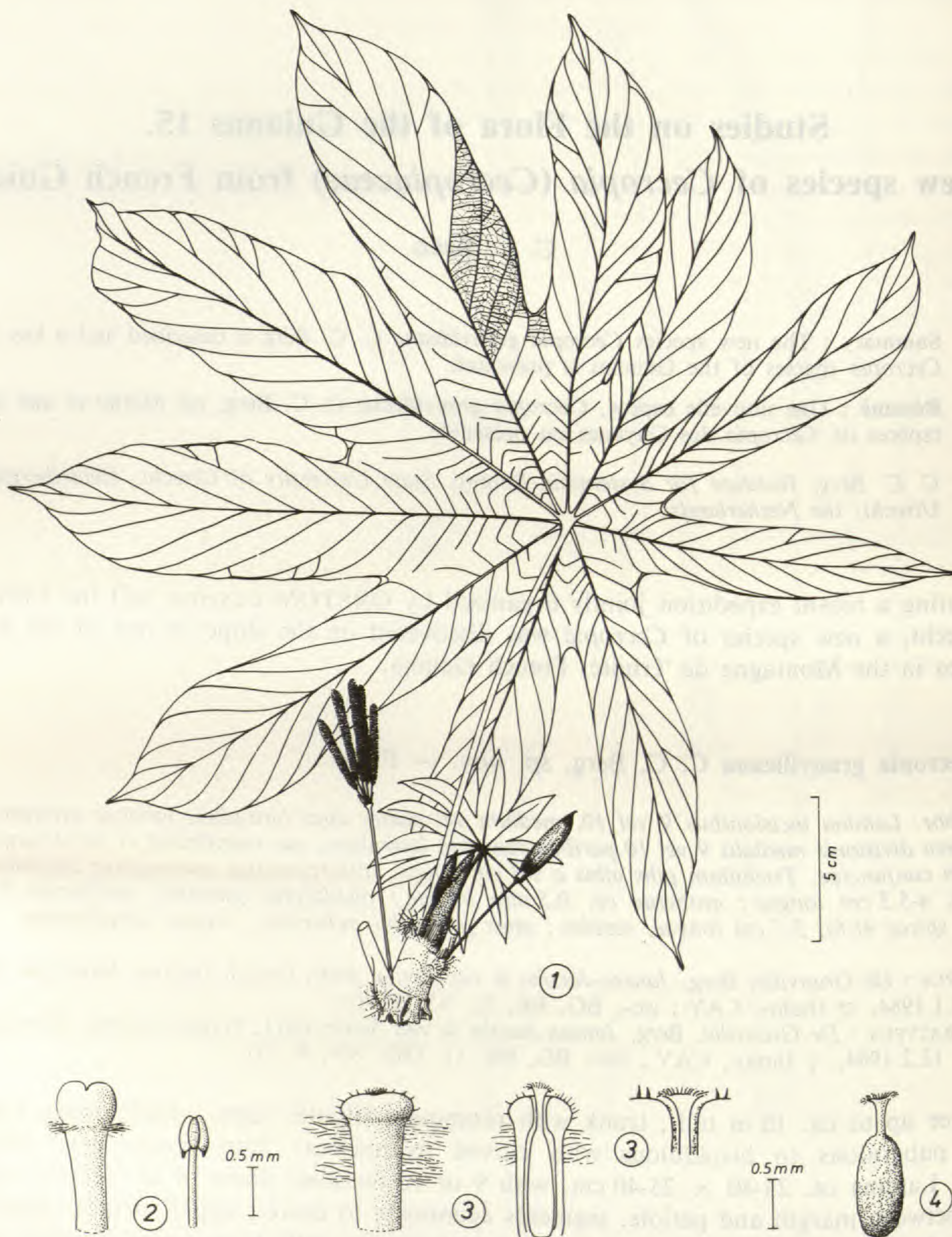
During a recent expedition jointly organized by ORSTOM-Cayenne and the University of Utrecht, a new species of *Cecropia* was discovered on the slope of one of the granite outcrops in the Montagne de Trinité, French Guiana.

Cecropia granvilleana C. C. Berg, *sp. nov.* — Pl. 1.

Arbor. Lamina incisionibus 9 vel 10, medium vel partes duas latitudinis laminae attingentibus ; pars libera divisionis medialis 9 vel 10 paribus venarum lateralium, eae ramificatae et (sub)marginaliter arcuatim conjunctae. Trichilium pilis albis a 0.8 cm longis. Inflorescentiae staminiferae patentes ; spicae 6-9, 4-5.5 cm longae ; antherae ca. 0.5 mm longae ; pistilliferae patentes, pedunculo 6-10 cm longo ; spicae 4(-6), 5-7 cm longae, sessiles ; apex perianthii puberulus ; stigma subpeltatum.

TYPUS : *De Granville, Berg, Jansen-Jacobs & van Setten 6000,* French Guiana, Montagne de Trinité, 18.1.1984, ♂ (holo-, CAY ; iso-, BG, BR, G, NY, P, U).
PARATYPUS : *De Granville, Berg, Jansen-Jacobs & van Setten 6611,* French Guiana, Montagne de Trinité, 12.2.1984, ♀ (holo-, CAY ; iso-, BG, BR, G, MG, NY, P, U).

Tree up to ca. 10 m tall ; trunk with prominent stipules scars. Leafy twigs 1.5-2 cm thick, puberulous to hispidulous with curved to uncinate hairs, green with yellowish spots. Lamina ca. 25-40 × 25-40 cm, with 9 or 10 incisions down to ca. 1/2-2/3 the distance between margin and petiole, segments acuminate to acute ; upper surface scabrous to scabridulous, hispidulous, main veins with sparse longer white hairs, veins beneath densely and minutely puberulous, partly with uncinate hairs, smaller veins beneath puberulous to hirtellous, areoles and part of the smaller veins covered with white arachnoid indument ; main veins beneath reddish ; free part of the midsegment with 9 or 10 pairs of lateral veins, these branched and marginally to submarginally loop-connected ; petiole 15-35 cm long,



Pl. 1. — **Cecropia granvilleana** : **1,** leafy twig with staminate inflorescences ; **2,** staminate flower : perianth and stamen (*De Granville et al. 6000*) ; **3,** pistillate flower : perianth, pistil, stigma and aperture of the perianth ; **4,** fruit (*De Granville et al. 6611*).

minutely puberulous ; trichilium with (up to 0.8 cm) long white hairs; stipules 3-4 cm long, outside sparsely puberulous to pubescent, dark red and shining, inside subglabrous.

Staminate inflorescences solitary ; peduncle patent 8-9 cm long, subglabrous, green ; spathe (when fresh) 5-6 cm long, sparsely and minutely puberulous and with white arachnoid indument, pale pink to yellow ; spikes patent, 6-9, (when fresh) 4-5.5 cm long, 0.3-0.4 cm thick, stipes 0.7-0.8 cm long, very sparsely pubescent, green, towards the base red ; perianth ca. 1.3 mm long, with white arachnoid indument below the apex ; anthers 0.4-0.5 mm long, after abcission remaining attached to the perianth by the appendages of the thecae.

Pistillate inflorescences solitary ; peduncle patent, 6-10 cm long, green, sparsely and minutely puberulous ; spathe (when fresh) ca. 5 cm long, puberulous and with rather dense white arachnoid indument, yellow with pink longitudinal stripes ; spikes 4(-6), (when fresh) 5-7 cm long, 0.5-0.8 cm thick, green, sessile ; perianth ca. 1.5 mm long, apex sparsely puberulous, below the apex arachnoid indument ; stigma subpeltate.

C. granvilleana was collected on the lower part of a steep (ca. 45°), East-facing slope of bare rock, for the greater part covered by *Ludovia lancifolia* Brongn. (*Cyclanthaceae*) and *Philodendron vs. fragrantissimum* (Hook.) Kunth (*Araceae*). The new *Cecropia* species was one of the few tree species scattered among these herbs ; it is apparently confined to this habitat. The presumed narrow ecological amplitude suggests limited (and/or disjunct) distribution. *C. granvilleana* is one of the few *Cecropia* species adapted to a rather extreme habitat. It shares a lithophytic habit with the Central Brazilian *C. saxicola* Snethlage.

The new species shows morphological similarities to both *C. peltata* L. and *C. latiloba* Miquel. It differs from both in the presence of long white hairs in the trichilia and from *C. latiloba*, i.a., in the smaller number of spikes in the staminate inflorescence, the presence of white arachnoid indument on the perianth of the staminate flower, and the presence of hairs on the upper part of the perianth of the pistillate flower. *C. granvilleana* diverges from *C. peltata*, i.a., in the absence of a white arachnoid indument on the upper part of the perianth of the pistillate flower and the subglabrous inner surface of the stipules.

KEY TO THE CECROPIA SPECIES OF THE GUIANAS

1. Trichilia absent. .... *C. sciadophylla* Mart.
1. Trichilia present. 2
   2. Stipules (normally) 15-35 cm long ; leafy twigs (normally) 4-10 cm thick ; uncinate and curved hairs lacking .... *C. kavanayensis* Cuatr.
   2. Stipules at most 15 cm long, if up to 20 cm long, then uncinate and/or curved hairs present at least on the leafy twigs and/or the main veins on the lamina beneath ; leafy twigs up to 5 cm thick. 3
      3. Lamina with 12-15 incisions ; free part of the midsegment with ca. 40-45 pairs of lateral veins. .... *C. silvae* C. C. Berg
      3. Lamina with 8-11 incisions ; free part of the midsegment with 10-20 pairs of lateral veins. 4

4. Trichilia with 0.5-0.8 cm long white hairs........................ *C. granvilleana* C. C. Berg
4. Trichilia without such hairs.. 5
5. Lateral veins loop-connected in the leaf margin... 6
5. Lateral veins loop-connected just inside the leaf margin.. 8
6. Stipules subpersistent ; peduncle of the pistillate inflorescence 20-25 cm long ; staminate inflorescences with 4-6(-11) spikes, 0.8-1.8 cm in diameter ; anthers at least 1 mm long. .... *C. palmata* Willd.
6. Stipules caducous ; peduncle of the pistillate inflorescence at most 16 cm long ; staminate inflorescences with (usually) at least 12 spikes, 0.2-0.4 cm in diameter ; anthers ca. 0.5 mm long. 7
7. Lamina with incisions usually reaching to midway between margin and petiole ; stipules usually not arachnoid-hairy ; upper part of the perianth of the pistillate flower not arachnoid-hairy ; stigma penicillate ; staminate inflorescences with (15-)30-40 spikes, ca. 0.2 cm in diameter ; in periodically inundated places.... *C. latiloba* Miq.
7. Lamina with incisions usually deeper than midway between margin and petiole ; stipules usually arachnoid-hairy ; upper part of the perianth of the pistillate flower arachnoid-hairy ; stigma peltate ; staminate inflorescences with (4-)12-25(-30) spikes, ca. 0.3 cm in diameter ; in non-inundated places.................... *C. peltata* L. [1]
8. Petiole (and usually also the upper surface of the lamina) densely white arachnoid-hairy ; upper part of the perianth muriculate.................... *C. obtusa* Tréc.
8. Petiole (and usually also the upper surface of the lamina) not white arachnoid-hairy, or, if so, then the upper part of the perianth of the pistillate flower white arachnoid-hairy and the upper part of the perianth of the staminate flower smooth and glabrous.. 9
9. Lamina on the main veins beneath predominantly hirtellous ; upper part of the perianth of the pistillate flower with arachnoid indument to near the aperture ; peduncle and spathe of the staminate inflorescence normally up to 10 cm long.. *C. peltata* L. [1]
9. Lamina on the main veins beneath predominantly minutely puberulous ; upper part of the perianth of the pistillate flower without arachnoid-indument ; peduncle and spathe of the staminate inflorescence normally over 10 cm long. .... *C. angulata* Bailey

ACKNOWLEDGEMENTS : The author is much indebted to Dr. K. U. KRAMER (Zürich) for the correction of the English text and the contribution of the Latin diagnose. The drawing was prepared by Mr. H. RYPKEMA.

1. Including *C. surinamensis* Miq.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 259-329.

Contribution à la connaissance de la végétation et de la flore de Wallis et Futuna

PH. MORAT & J.-M. VEILLON

Résumé : Malgré l'ancienneté de sa découverte (1616 pour Futuna et Alofi, 1767 pour Wallis), on ne possédait jusqu'à présent aucune donnée sur la végétation de ce Territoire. Il possède une végétation autochtone essentiellement forestière mais de faciès varié (mangrove, forêt littorale, fourré littoral et forêt dense), selon la nature des substrats, de la topographie et l'altitude, ainsi que des groupements marécageux. Elle a été détruite ou dégradée par les défrichements et les feux sur de grandes surfaces pour être remplacée par la succession habituelle de cultures, jachères, brousses, fourrés et forêts secondarisées. Sur certains types de sols la répétition des feux aboutit à une végétation landiforme particulière : le « toafa ». Les différents types de végétation ont été cartographiés. Grâce aux prospections effectuées durant les trente dernières années, la flore est assez bien connue et comprend à l'heure actuelle 475 espèces de plantes vasculaires dont 59 Ptéridophytes et 416 Phanérogames. Ces derniers possèdent 292 espèces indigènes réparties en 189 genres et 72 familles (voir liste en annexe), parmi lesquelles les Triuridacées, Thyméléacées, Ménispermacées, Olacacées, Balanophoracées, Scrophulariacées, signalées ici pour la première fois. L'ensemble Futuna-Alofi est floristiquement plus riche et plus original que Wallis. Pour l'ensemble du Territoire, l'endémisme reste faible : sept espèces et zéro genre. L'analyse floristique montre que la flore comprend beaucoup d'éléments pantropicaux, paléotropicaux ou panpacifiques. Elle est néanmoins d'origine indo-malaise et malésiano-papoue. Ses affinités sont étroites avec à l'Ouest les îles Fidji, le Vanuatu et les îles Salomons et vers l'Est les îles Samoa. Sa position dans la « province fidjienne » est confirmée.

Summary : Although this Territory was discovered at an early date (1616 for Futuna and Alofi, 1767 for Wallis) no data have been available on its vegetation. Forest of various types determined by geological, topographic and altitudinal factors (mangrove, beach forest, beach thickets, dense rainforest) forms the essential of the native vegetation ; swamp communities also occur. Over large areas this vegetation, destroyed by clearing and by fire, is replaced by the familiar succession of crops, fallow, shrubberies and secondary thickets and forest. On some soil types repeated burning leads to an unusual type of heathy vegetation, the " toafa ". The different vegetation types are mapped. The flora, fairly well known thanks to collecting over the last thirty years, contains 475 known vascular species : 59 Ptéridophytes and 416 Phanerogams. The latter include (see list in the Appendix) 292 native species, representing 189 genera and 72 families, Balanophoraceae, Menispermaceae, Olacaceae, Scrophulariaceae, Thymelaeaceae and Triuridaceae being recorded here for the first time. The Futuna-Alofi group has a richer and more original flora than Wallis. Endemism is low (7 species, no genus) for the whole Territory. The flora, though containing many pantropic, palaeotropic and panpacific species, is of Indo-Malesian and Malesiano-Papuan origin. It is closely related to those of Fiji, the New Hebrides (Vanuatu) and the Solomons to the west and of Samoa to the east. Its position in the " Fijian Province " is confirmed.

Philippe Morat & Jean-Marie Veillon, Centre O.R.S.T.O.M., B.P. A 5, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

INTRODUCTION

Depuis la parution du travail synthétique et récapitulatif de St John & Smith en 1971 sur les plantes vasculaires de Wallis et Futuna, des progrès significatifs ont été accomplis dans la connaissance botanique de ce Territoire. Citons d'abord l'important additif (St John, 1977) concernant les récoltes de Kirch à Futuna et surtout les abondantes récoltes obtenues en 1981 et 1982 au cours de 3 missions effectuées par le Laboratoire de Botanique du Centre ORSTOM de Nouméa, à des époques différentes de l'année [1], dans les 3 îles de l'archipel et les principaux îlots du lagon de Wallis. Leur but principal était :

1) de compléter l'inventaire floristique ;

2) de relever et cartographier les différents types de végétation, domaine jusqu'alors inconnu. Cette opération a été rendue possible grâce à la réalisation simultanée par l'Institut Géographique National d'une couverture photographique aérienne au 1/20.000. Il n'existe encore à ce jour aucune carte topographique complète et exacte de cet archipel ce qui explique les chiffres extrêmement variables qui ont pu être donnés pour les surfaces des différentes îles de l'archipel. Ceux indiqués dans ce travail ont été obtenus par planimétrage d'une mosaïque restituée de la couverture photographique aérienne ;

3) de connaître les mécanismes évolutifs qui conduisent la végétation primitive (essentiellement forestière) aux stades actuels et de mesurer l'ampleur des dégradations [2].

D'autre part, durant les dix dernières années, du matériel botanique récolté par des particuliers (Letocart) ou des scientifiques (ethnologue, archéologue : Siorat, ou pastoraliste — agrostologue : Toutain) est venu enrichir dans des domaines bien précis (Orchidées, plantes utiles, rituelles ou fourragères, etc.) les collections déjà existantes.

Aussi le moment est-il opportun de refaire le point des connaissances botaniques de ce Territoire à la lumière des dernières acquisitions en mettant l'accent sur sa végétation et les particularités de sa flore. Enfin l'analyse de cette dernière permettra de préciser son originalité, ses affinités et la place de cet archipel dans les régions floristiques du Pacifique.

LE MILIEU

SITUATION GÉOGRAPHIQUE, RELIEF, GÉOLOGIE

Situé à égale distance des Fidji et Samoa, aux environs du 14° de latitude Sud et entre le 176 et 178° de longitude Ouest, le territoire de Wallis et Futuna comprend 3 îles : Wallis d'une part et, d'autre part, l'ensemble Futuna et Alofi. Ces deux dernières très proches

1. Décembre 1981, M. Hoff ; Juin 1982, J.-M. Veillon ; Octobre 1982, Ph. Morat.

2. Les premiers résultats de ces missions ont déjà fait l'objet d'un rapport provisoire de convention (Morat, Veillon & Hoff, 1983) incomplet puisqu'à cette date tous les échantillons n'étaient pas encore déterminés.

l'une de l'autre (moins de 2 km d'écart) appelées îles de Hoorn (ou « de Horn ») sont situées à plus de 300 km au Sud-Ouest de Wallis. — Fig. 1.

Cet éloignement géographique entre les composants de l'archipel est encore accentué par des différences dans leur géomorphologie, date de mise en place et topographie respectives (AUBERT DE LA RUE, 1935*a*, *b* ; 1963) qui se traduisent dans la flore et la végétation.

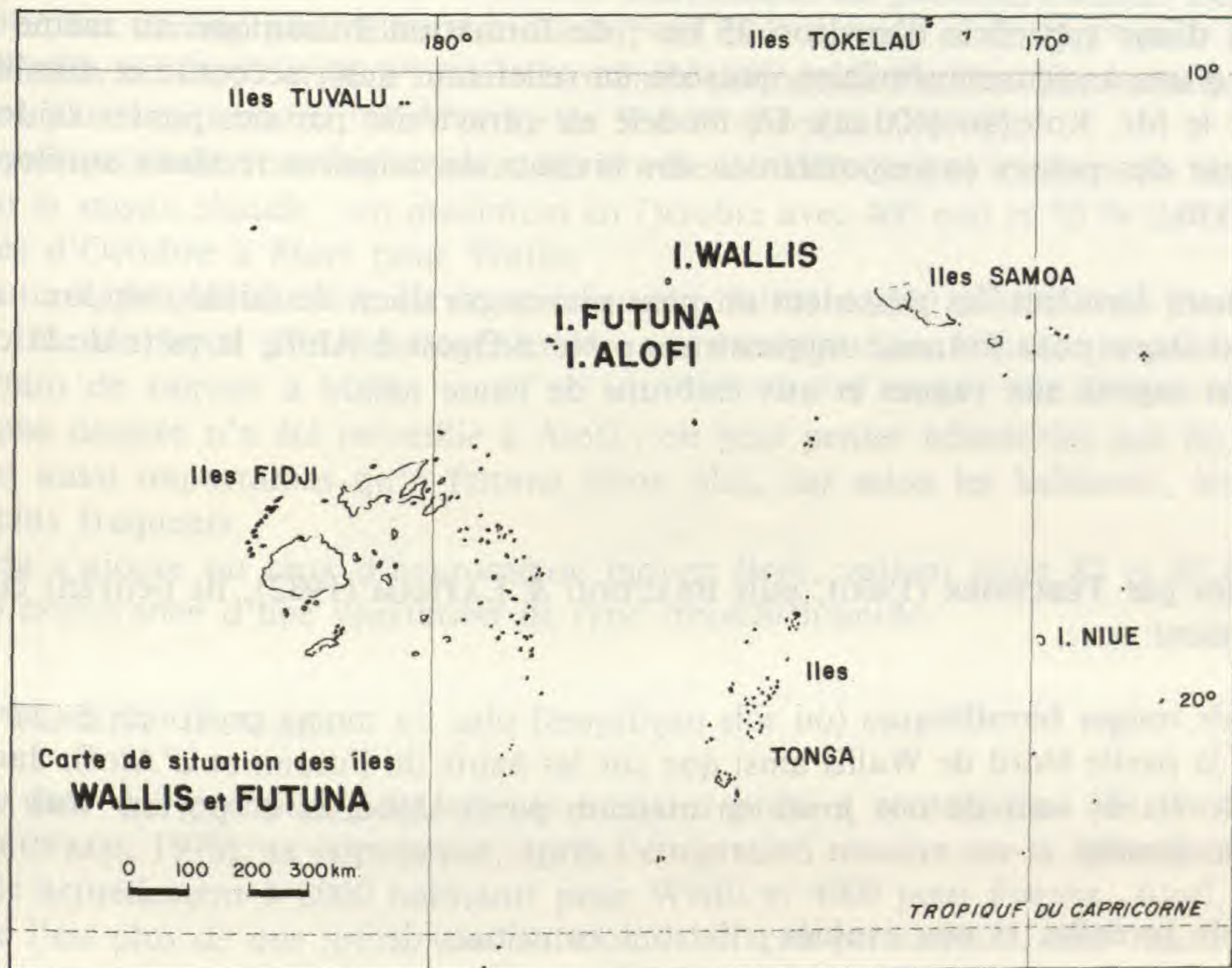


Fig. 1. — Localisation des îles **Wallis** et **Futuna**.

Wallis, la plus récente (moins de 2 millions d'années) et la plus grande des îles avec une superficie de 96 km², possède un relief aplati, résultat d'un volcanisme fluide. Les laves, sans doute issues des cratères encore visibles dans la partie Sud, ont coulé vers le Nord donnant naissance à une grande plaine (environs de Hihifo) qui descend en pente douce vers la mer. Le Centre, l'Est et le Sud ont un relief plus vallonné, dominé par de rares et faibles émergences culminant aux alentours de 145 m (les Monts Lulufakahega et Afala) et percé de cratères aux parois verticales. Les côtes Sud-Est sont parfois surplombées par des falaises abruptes (presqu'île de Gahi). L'île est entourée d'une barrière récifale presque continue, située entre 2 et 4 km de la côte, enfermant ainsi un lagon peu profond. Dans sa position Est ce dernier est parsemé de plusieurs îlots calcaires ou basaltiques situés pour la plupart sur la barrière corallienne.

Futuna (80 km²), issue d'un volcanisme sous-marin (présence de pillow-lavas), d'âge ante-miocène, donc beaucoup plus ancien que Wallis et remontant à plus de 22 millions

d'années, possède un relief dissymétrique très accentué : les pentes sont raides (80 %, ou plus), plongeant sur quelques minuscules plaines côtières surtout dans la partie Sud. Par contre les côtes Nord et Nord-Est sont presque entièrement occupées par des falaises rocheuses dominant la mer. Le relief culmine au Nord à 500 m (Mt. Puke) [1] et descend progressivement jusqu'à la pointe Vélé à l'Est.

Alofi, d'une superficie d'environ 35 km^2, de formation volcanique du même type que Futuna et d'une ancienneté similaire, possède un relief tout aussi accentué et dominé en son centre par le Mt. Kolofau (400 m). Ce modelé est caractérisé par des pentes raides parfois rompues par des paliers correspondant à des niveaux de calcaires récifaux surélevés, à 25, 120 et 220 m.

Ces deux dernières îles possèdent un petit platier corallien de faible étendue : à l'Ouest et au Nord-Ouest pour Futuna, uniquement au Nord-Ouest à Alofi, le reste de la côte étant directement exposé aux vagues et aux embruns de haute mer.

SOLS

Étudiés par TERCINIER (1960), puis BEAUDOU & LATHAM (1982), ils peuvent être classés sommairement en :

1. **Sols rouges ferrallitiques** (ou sols oxydiques) plus ou moins profonds e. parfois lessivés, dans la partie Nord de Wallis ainsi que sur les hauts de Futuna et d'Alofi. Jadis recouverts de forêts ils sont de nos jours en majeure partie déboisés et porten une végétation landiforme (toafa).

2. **Sols juvéniles et peu évolués** ; ils sont constitués de :

a) *sols bruns calciques* sur les coraux soulevés (côte Sud et Sud-Est de Futuna, pourtour d'Alofi) ;

b) *sols juvéniles brun foncé* du pourtour des cratères volcaniques de Wallis ;

c) *sols peu évolués d'érosion* : sols bruns des fortes pentes du Nord de Futuna et du Sud d'Alofi ;

d) *sols peu évolués d'apport* des étroites plaines alluviales.

Une partie de ces sols peu évolués et peu profonds porte encore une forêt dense.

RÉSEAU HYDROGRAPHIQUE

Les cours d'eau sont inexistants à Wallis et à Alofi malgré la présence d'un relief important dans cette dernière île. Seule Futuna dispose d'un réseau hydrographique digne de ce nom avec plusieurs creeks côtiers permanents.

1. Sur les quelques cartes ou documents existants, le Mt. Puke, point culminant de l'île est signalé par erreur, comme atteignant 600 m ou même 700 m !

CLIMAT

Par sa position proche de l'équateur, le territoire de Wallis et Futuna possède un climat tropical à tendance équatoriale : saisons thermiques peu contrastées, pluviosité un peu plus élevée en saison chaude et faibles variations saisonnières du photopériodisme. Les températures moyennes varient peu. Elles sont de 26° au mois d'Août et de 27,2° pour le mois de Mars à Wallis, de 26,6° et 30,6° pour les mêmes périodes à Futuna. Les variations journalières sont plus importantes : de l'ordre de 5 à 6° (MOREAU, 1980).

Les précipitations sont importantes (de l'ordre de 3000 mm) et tombent en majeure partie durant la saison chaude : un maximum en Octobre avec 400 mm et 70 % de la pluviosité concentrée d'Octobre à Mars pour Wallis.

A Futuna, la pluviométrie est légèrement plus faible : 2600 à 2800 mm. Elle est distribuée sur l'île de façon plus hétérogène, avec un décalage dans l'année (la période la plus arrosée étant de Janvier à Mai).

Aucune donnée n'a été recueillie à Alofi ; on peut penser néanmoins que les précipitations sont aussi importantes qu'à Futuna sinon plus, car selon les habitants, les orages y seraient plus fréquents.

A cela s'ajoute un taux d'hygrométrie moyen élevé, variant entre 82 et 85 %, ce qui favorise l'exubérance d'une végétation de type tropical humide.

LE PEUPLEMENT HUMAIN

Si la date des premiers peuplements humains prête à contestation (de — 2000 à + 1200 ; LIKUVALU, 1979), la population, après l'émigration massive sur la Nouvelle-Calédonie est estimée actuellement à 8000 habitants pour Wallis et 4000 pour Futuna. Alofi, autrefois habitée ne l'est plus de nos jours, tout au moins de façon permanente, mais reçoit régulièrement des gens du royaume d'Alo qui viennent pendant la semaine déboiser pour cultiver leurs champs : cultures vivrières, de « kava » (*Piper methysticum*) ou de « tutu » (*Broussonetia papyrifera*) [1].

LA VÉGÉTATION

LA VÉGÉTATION AUTOCHTONE

Essentiellement voire entièrement forestière (forêt dense sempervirente humide), elle couvrait jadis l'ensemble du territoire. Avec l'arrivée de l'homme elle a été massivement détruite sur de grandes surfaces par des défrichements (abattages, brûlis), dans un but cultural (cultures vivrières traditionnelles itinérantes sur les pentes et bas de pentes, ou cocoteraies sur les petites plaines côtières et jusque vers 100-150 m d'altitude). Là où elle a disparu cette végétation primitive a été remplacée par une végétation modifiée beaucoup plus

1. Dont l'écorce sert à faire le « tapa ».

banale. A certains endroits, l'usage ancien des feux est à l'origine d'une formation de substitution : le « toafa » ou « désert ».

La faible taille de toutes ces îles atténue considérablement le gradient de sécheresse existant nécessairement du fait de la combinaison du régime d'alizé sur un relief montagneux (Futuna, Alofi). Les différences de pluviosité et d'humidité, insignifiantes, ne sont pas assez perceptibles dans la végétation. On ne peut parler ici de végétation « au vent » plus humide ou de végétation « sous le vent » plus sèche comme il en existe sur d'autres îles du Pacifique. De même, malgré la différence de substrats (calcaire ou basalte) on ne peut pour l'instant (manque de cartes géologiques précises) différencier des groupements végétaux qui leur seraient associés, exception faite pour quelques îlots du lagon de Wallis ou quelques faciès de végétation littorale.

Il semble que les facteurs physiques prépondérants intervenant dans la répartition des formes de végétation soient la topographie et dans une faible mesure, l'altitude (pour Futuna et Alofi). Ceux-ci différencient les groupements végétaux suivants qui s'étagent depuis le bord de mer jusqu'aux sommets : mangrove, végétation littorale, forêt dense humide, végétation marécageuse.

La mangrove

Absente à Futuna et Alofi, elle occupe à Wallis quelques petites anses vaseuses notamment sur la côte Sud-Ouest entre la pointe Mua et Malaetoli, entre Ahoa et Utulea sur la côte Ouest et de très petites surfaces en deux points de la côte Est (carte de végétation de Wallis, Fig. 2) ainsi qu'une petite dépression dans l'îlot de Faioa.

Elle se présente comme une formation de 3 à 4 m de hauteur, assez dense (Pl. 1, *1*), ne renfermant que 2 espèces : *Bruguiera gymnorhiza* et *Rhizophora samoensis*. Cette dernière espèce n'est d'ailleurs pas constante (absente de la mangrove de Faioa). Cette pauvreté floristique doit être rapportée à la position très orientale de Wallis, presqu'à l'extrême limite de l'aire de répartition de ce type de végétation dans le Pacifique.

La végétation littorale

Selon la nature du substrat et la plus ou moins grande proximité de la mer on distingue :

— les groupements psammophiles ;
— la forêt littorale avec son faciès rupicole sur les substrats rocheux (basaltes ou coraux soulevés et lapiazés du bord de mer).

Les groupements psammophiles

Ils occupent les plages et arrières-plages sableuses. Leur extension est variable : d'un simple cordon de végétation au pied de certaines falaises ou en arrière-mangrove jusqu'à recouvrir la totalité de certains îlots bas coralliens du lagon de Wallis.

Ils se présentent sous l'aspect d'un fourré plus ou moins dense, essentiellement ligneux : *Argusia argentea, Scaevola sericea, Pemphis acidula, Suriana maritima, Vitex trifolia*, parfois surcimé de quelques arbres ou arbustes : *Acacia simplex, Casuarina equisetifo-*

Fig. 2. — Carte de végétation des îles **Wallis**.

lia, Guettarda speciosa, Cocos nucifera (cocotier). Aux endroits dégagés et ensoleillés existe une strate herbacée à base de Graminées : *Lepturus repens, Thuarea involuta, Stenotaphrum micranthum* et de lianes rampantes : *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulacées), *Vigna marina* (Papilionacées), souvent parsemée d'espèces anthropophiles (quand cette végétation a été modifiée par l'homme) telles que : *Urena lobata, Sida rhombifolia, S. samoensis, Triumfetta rhomboidea, T. procumbens* (Malvacées), *Phyllanthus amarus* (Euphorbiacées), *Ocimum basilicum* (Labiées), *Stachytarpheta indica* (Verbénacées). Quand ces groupements assurent la transition entre les mangroves et la forêt littorale il y a abondance d'une fougère (*Acrostichum aureum*).

Leur composition floristique est dans l'ensemble identique à Wallis, Futuna et Alofi.

La forêt littorale

Elle existe sur les sols peu évolués d'apport des plaines côtières entre 0 et 20 m d'altitude. Compte tenu du relief accentué à Futuna et Alofi, elle n'a jamais eu dans ces îles qu'une extension réduite. Un peu plus développée à Wallis, elle a beaucoup regressé pour être remplacée par les cultures traditionnelles et surtout les plantations de cocotiers. Quelques lambeaux discontinus de cette formation subsistent de nos jours sur la côte Nord de Futuna et d'Alofi ainsi que sur la côte Est de Wallis et sur de nombreux îlots de son lagon : Faioa, Nukuhifala, Nukutapu, Nukuteatea, Nukuloa, etc.

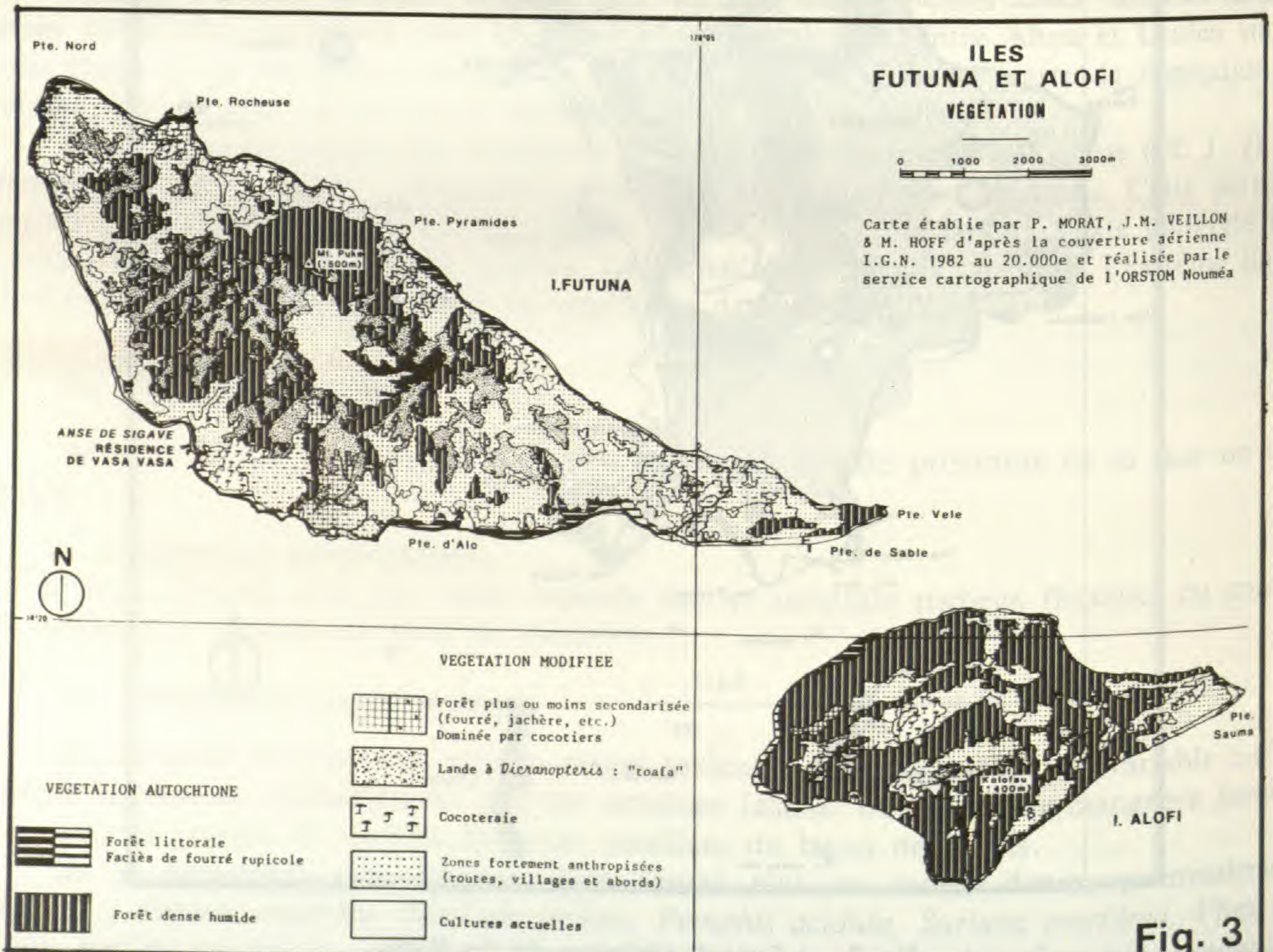


Fig. 3

Sous son aspect le moins dégradé, elle se présente comme une forêt de 15 à 20 m de hauteur à 3 strates :

— Une strate supérieure, composée de grands arbres : *Calophyllum inophyllum, Hernandia nymphaeifolia, Barringtonia asiatica, Thespesia populnea, Hibiscus tiliaceus, Cordia subcordata, Neisosperma oppositifolia*, etc. Des différences significatives au niveau de la composition floristique (absence, abondance ou rareté de certaines espèces) existent dans cette strate entre les 3 îles : par exemple, *Terminalia samoensis* semble n'exister qu'à Wallis ou sur ses îlots et s'ajoute donc au lot d'espèces citées ; *Ficus prolixa* n'a été vu qu'à Futuna et Alofi tandis que *Inocarpus edulis* présent à Wallis et à Futuna est beaucoup plus abondant dans la première île.

— Une strate moyenne, qui ne dépasse pas 5 m et comprend : *Premna taitensis, Pandanus tectorius, Allophylus cobbe, Macaranga harveyana, Diospyros samoensis, Micromelum minutum, Psychotria sp., Dendrolobium umbellatum, Morinda citrifolia, Gardenia taitensis* (espèce très abondante à Futuna et Alofi, rare à Wallis), etc.

— Une strate herbacée enfin, riche en fougères : *Asplenium nidus, Microsorium punctatum*, accompagnées de quelques Graminées : *Digitaria ciliaris, Cenchrus echinatus*. Une liane est caractéristique de cette formation : *Entada phaseoloides*.

La physionomie de cette formation ainsi que sa composition floristique peuvent considérablement varier en fonction de la nature de certains substrats et de l'exposition aux vents dominants chargés d'embruns salés. Elle prend alors l'allure d'un *faciès rupicole* présent surtout à Futuna sur les petites falaises calcaires littorales de la côte Sud et les corniches coralliennes soulevées et lapiazées qui surplombent la mer à la pointe Vélé (Pl. 1, *2*) ainsi qu'à la pointe Sud d'Alofi. A Wallis ce faciès n'est visible actuellement que sur une partie des pentes de l'îlot Nukufutu mais il a dû exister jadis dans le bas de la presqu'île de Gahi. Cette forme de végétation originale beaucoup plus rabougrie évolue dans les cas extrêmes (pointe Vélé) jusqu'au *fourré buissonnant* voire même à *la pelouse composée d'espèces herbacées et crassulescentes*, avec tous les intermédiaires. On y trouve beaucoup d'espèces précédemment citées mais plus rabougries et sans strates apparentes, en particulier : *Neisosperma oppositifolia, Gardenia taitensis, Hibiscus tiliaceus*... Cette formation est enrichie à Futuna et Alofi, de tout un lot d'espèces ligneuses ou herbacées originales : *Bikkia tetrandra* (Pl. 5, *1*), *Wollastonia biflora, Phaleria disperma, Mussaenda raiateensis, Derris trifoliata, Maesa samoana*..., ou même endémiques au territoire : *Cyrtandra futunae* (Pl. 6, *2*), *Elastostema yenii, Peperomia futunaensis*, etc.

La forêt dense sempervirente

En dehors de certaines formations végétales précitées, et de quelques rares marécages, la forêt dense sempervirente couvrait jadis l'ensemble de ces îles. Elle a beaucoup regressé surtout à Wallis où elle n'existe plus qu'à l'état de quelques témoins, plus ou moins dégradés au Sud du Mt. Lulu, dans la région des lacs, à l'Est du cratère Lalolalo et sur le sommet du Mt. Afala, à la fois sur des sols peu évolués juvéniles brun foncé et en quelques endroits sur des sols ferrallitiques profonds. Les abords du cratère Lalolalo encore bien préservés jusqu'il y a deux ans, ont été défrichés malgré les interdits coutumiers.

A Futuna, cette forêt est encore représentée par de très beaux témoins dans les têtes des vallées profondes à l'abri des vents et sur les hauts des très fortes pentes sur roches basalti-

ques dans le Nord et le Centre. Dans le Sud, sur les calcaires, elle descend jusqu'au niveau de la mer, où elle assure la transition avec la forêt littorale. Mais inexorablement rongée par les défrichements d'une population en forte croissance et toujours à la recherche de nouvelles zones cultivables, sa superficie diminue très rapidement de nos jours.

Alofi enfin, longtemps préservée, est aujourd'hui aussi engagée dans un processus similaire de déboisement intensif. Cette île reste néanmoins celle où le couvert végétal primitif est actuellement le mieux préservé, mis à part quelques crêtes sommitales savanisées et quelques terrasses calcaires fortement secondarisées.

Au sein de ce vaste ensemble existent des différences dans la physionomie et la composition floristique en fonction de la topographie du sol et surtout des îles elles-mêmes (isolement plus ou moins prononcé et ancienneté différente). Cette forêt est dans l'ensemble constituée d'arbres de taille moyenne (15 m environ pour les plus grands) avec un diamètre, en général, inférieur à 80 cm. Trois strates peuvent être distinguées :

— Une strate supérieure avec : à Wallis : *Parinari insularum, Rhus taitensis* [1], *Elaeocarpus angustifolius, Planchonella linggensis, Syzygium clusiifolium* [1], *Syzygium sp., Diospyros sp.*, etc.

: à Futuna et Alofi : *Elaeocarpus tonganus, Calophyllum neo-ebudicum, Syzygium inophylloides, S. neurocalyx, S. samarangense, Planchonella torricellensis, P. costata, Pometia pinnata* [1], *Canarium vanikoroense, Aglaia psilopetala*... Sur les calcaires de la pointe Vélé à Futuna ainsi qu'à Alofi aux basses altitudes existent aussi : *Myristica inutilis, Neonauclea forsteri*, etc.

— Une strate moyenne de 2 à 7 m qui, à Wallis, comprend surtout : *Psychotria insularum, Tarenna sambucina, Fluggea flexuosa, Randia cochinchinensis, Decaspermum fruticosum, Cerbera manghas, Geniostoma samoense, Syzygium dealatum, Dysoxylum mollissimum, D. samoense*..., tandis qu'à Futuna et Alofi *Flacourtia rukam, Ficus tinctoria, Glochidion ramiflorum, Polyscias multijuga, Meryta sp.*, et d'autres espèces de *Psychotria* (*P. leptothyrsa, P. spp.*) sont les constituants privilégiés avec, sur les calcaires de basse altitude, *Procris pedunculata, Anacolosa insularis* ainsi que quelques espèces du faciès rupicole de la forêt littorale.

— Une strate herbacée riche principalement en Fougères : *Pteris pacifica, Davallia solida, Angiopteris evecta, Nephrolepis hirsutula* ; en Orchidées : *Spathoglottis pacifica, Calanthe triplicata, Didymoplexis minor, Moerenhoutia grandiflora, Liparis layardii, Phajus neocaledonicus, Zeuxine vieillardii, Malaxis resupinata, Habenaria sp.*, etc. ; en Graminées : *Oplismenus sp., Cyrtococcum trigonum, C. oxyphyllum* ; en Cypéracées : *Cyperus sp., Fimbristylis ovata, Scleria lithosperma*. A Futuna et Alofi, ces espèces sont accompagnées de : *Sciaphila vitiensis* (Triuridacées), *Geophila repens* (Rubiacées), et surtout *Procris pedunculata, Elatostema yenii* (Urticacées), etc.

Les épiphytes, très abondants dans toutes ces îles, sont représentés par une profusion d'Orchidées : *Taeniophyllum fasciola, Oberonia equitans, Bulbophyllum longiscapum, Dendrobium biflorum, Appendicula reflexa, A. bracteosa, Rhynchophreatia micrantha*, etc. Les parasites sont rares (*Amylotheca insularum*).

1. Espèce pouvant exister dans les autres composants de l'archipel mais en bien moins grande abondance.





Pl. 1. — **1, Wallis** : mangrove de la côte ouest à Utulea ; **2, Futuna** : faciès rupicole sur corniche corallienne de la forêt littorale.

Les lianes sont plus variées que dans la forêt littorale avec : *Mucuna spp.* (Papilionacées), *Alyxia bracteolosa, A. stellata* (Apocynacées), *Pseuderia ramosa* (Orchidées), *Freycinetia impavida, F. storckii* (Pandanacées), *Hypserpa sp.* (Ménispermacées), les 3 derniers genres n'ayant été vus qu'à Futuna ou Alofi.

Dans tous les cas il semble que les espèces soient plus diversifiées et plus originales à Futuna et Alofi, qu'à Wallis. Cette particularité doit être attribuée à la plus grande ancienneté géologique des deux premières îles.

Le faciès altimontain. — Seule l'île de Futuna possède quelques sommets avoisinant ou atteignant 500 m d'altitude (Mt. Puke) sur lesquels se manifeste un changement dans la végétation et la flore. En effet, même à cette altitude modeste, on observe la prolifération de mousses en tapis ou en coussins sur le sol, en manchons discontinus sur les fûts et les rameaux des arbres. C'est l'amorce d'un phénomène similaire existant dans d'autres régions mais à des altitudes supérieures : 1100 m en Nouvelle-Calédonie, 800 m à Tahiti, 700 m à Pentecôte et 600 m à Vanua Lava (Vanuatu). Il semble d'ailleurs que l'altitude moyenne à laquelle apparaît cette forêt à fougères (Hyménophyllacées) et mousses soit d'autant plus basse que la taille de l'île est réduite.

Avec l'augmentation de l'altitude, la hauteur des arbres diminue et les strates sont moins apparentes. Dans la strate supérieure (qui ne dépasse pas 10 m), apparaissent des espèces n'existant pas aux plus basses altitudes : *Hernandia moerenhoutiana, Canarium vanikoroense, Fagraea berteriana, Meryta sp.* ou *Sphaeropteris lunulata* parfois en peuplements denses presque purs. Dans la strate arbustive, existent des populations de bambous (Pl. 3, *1*) ainsi que quelques espèces particulières : *Medinilla racemosa, M. samoensis*, parfois extrêmement localisées dans certains creux entre les roches : *Scirpodendron ghaeri* (Cypéracées).

Dans la strate herbacée, les Orchidées terrestres : *Calanthe triplicata, Acanthephippium vitiense* et *Cynorkis fastigiata* sont abondantes ainsi que des Rubiacées (*Ophiorrhiza leptantha*) et quelques Ptéridophytes (*Trichomanes boryanum*). Parmi les lianes citons : *Freycinetia impavida*, déjà présente aux basses altitudes, devient très abondante ainsi qu'une Légumineuse : *Mucuna sp.* aux fleurs vertes, spectaculaires. Ce faciès peut se retrouver sur les crêtes sommitales d'Alofi, mais de façon nettement moins marquée car les sommets ne dépassent pas ici 400 m.

La végétation marécageuse

Malgré l'abondance de lacs à Wallis, les groupements aquatiques d'eau douce, ne sont en fait bien représentés qu'au lac Kikila et au lac Alofivai : marais peu profonds d'origine non volcanique, avec pour ce dernier un aspect plus dégradé dû au pâturage. Les lacs d'origine volcanique sont nombreux et profonds — jusqu'à 76 m au Lalolalo (rapport E.P.H.E., 1982) — mais leurs bords limités par les parois verticales ou subverticales des cratères sont trop abrupts, pour favoriser l'installation d'une végétation hydrophile fixée (Pl. 2, *1*).

Au lac Kikila, ces groupements végétaux sont caractérisés par la disposition de leurs espèces ou groupes d'espèces en auréoles concentriques distribués selon la profondeur de l'eau (Pl. 3, *3*). Cette disposition est parfois changeante et suit les fluctuations de niveau de la nappe d'eau. A la périphérie, sur les sols hydromorphes, se rencontrent de nombreuses



Pl. 2. — **Wallis** : **1**, lac du cratère Lalolalo ; **2**, végétation secondaire à base de lianes sur les parois du lac de cratère Lanutavake.

Graminées : *Paspalum conjugatum, Digitaria ciliaris, Echinochloa colona*, mêlées à d'autres espèces comme : *Ipomoea fimbriosepala, I. aquatica* (Convolvulacées), *Ludwigia octovalvis* (Onagracées), *Commelina sp.* (Commélinacées), *Eleocharis retroflexa* (Cypéracées), *Polypremum procumbens* (Loganiacées), ainsi que *Lindernia sp.* (Scrophulariacées) croissant en gazon très dense.

Plus au centre et les pieds dans l'eau, dans les stations ensoleillées on trouve : *Alternanthera sessilis, Eleocharis dulcis, Cyperus compressus, Fimbristylis dichotoma*, etc. *Vetiveria zizanioides*, Graminée poussant habituellement dans les endroits humides mais sur terre ferme, se comporte ici comme un véritable hydrophyte fixé avec racines-échasses adventives.

En dehors de Wallis, ce type de végétation ne se retrouve qu'en un seul endroit à Futuna : sur un marais perché, en forêt, à 400 m d'altitude, sur le flanc Nord du Mt. Puke. Très appauvri, il ne comprend dans ce site que deux espèces de Cypéracées : une auréole extérieure à *Scleria purpurascens* entourant un peuplement pur d'*Eleocharis ochrostachys* (Pl. 3, *2*).

Curieusement, les hydrophytes nageants semblent être absents du Territoire.

LA VÉGÉTATION MODIFIÉE

Elle recouvre actuellement plus de la moitié de l'ensemble du Territoire et résulte de l'action des facteurs anthropiques (feux, défrichements, cultures, habitats) sur la végétation primitive. Elle est représentée principalement, selon les types de sols, par des landes à Fou-

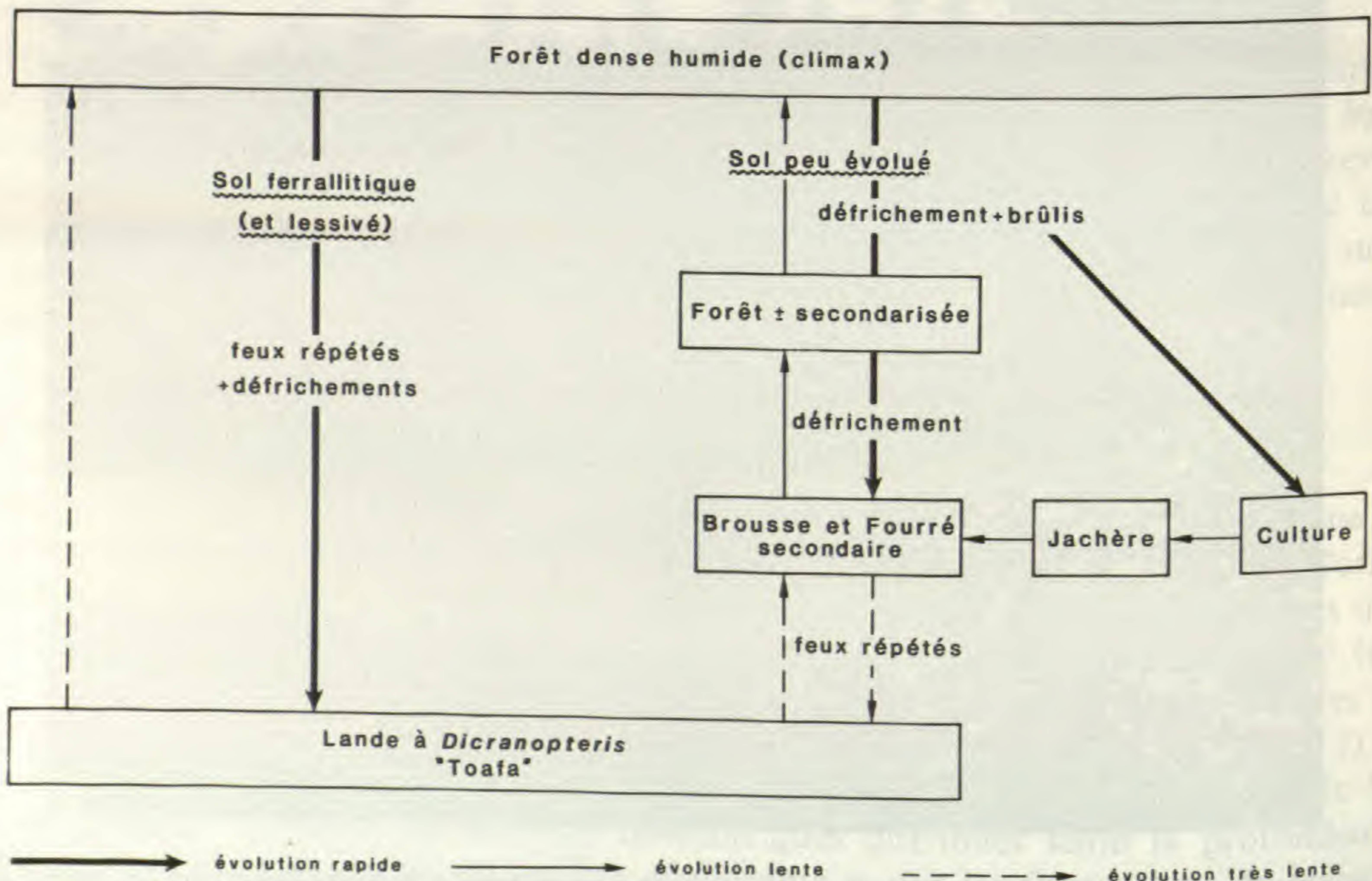


Fig. 4. — Schéma résumant les différentes étapes du dynamisme de la végétation.

gères et Pandanus (« toafa ») et tous les faciès de dégradation des forêts primitives : forêts secondarisées, fourrés. La flore pauvre et banale comprend beaucoup d'espèces herbacées pour la plupart panpacifiques ou pantropicales. On y retrouve parfois quelques espèces manifestement indigènes qui se sont adaptées aux nouvelles conditions.

Cette végétation modifiée est beaucoup plus liée à l'intensité des actions humaines et dans une moindre mesure aux types de sols qu'aux facteurs stationnels ou climatiques. Aussi, les forêts secondarisées, les fourrés, les jachères, les landes à *Dicranopteris*, représentent les étapes successives d'un processus évolutif dans l'un ou l'autre sens (Fig. 4).

Les forêts secondarisées et les fourrés

Les forêts secondarisées se reconnaissent aisément à la dominance locale d'une ou plusieurs espèces héliophiles dans les strates arbustives ou arborées. Ces espèces prolifèrent dans les places ensoleillées résultant des défrichements, ouverture de pistes, etc. Tel est le cas de : *Hibiscus tiliaceus, Cerbera manghas, Homalanthus nutans, Acalypha amentacea, Commersonia bartramia, Clidemia hirta, Melastoma denticulatum, Flueggea flexuosa, Macaranga harveyana, Decaspermum fruticosum, Geniostoma rupestre, Scaevola sericea, Morinda citrifolia, Alphitonia zizyphoides*, etc., espèces à croissance rapide qui ont une très nette tendance à germer massivement à la lumière, jouant ainsi le rôle d'espèces cicatricielles. L'abondance de ces espèces est un indice certain de secondarisation poussée, surtout si elles sont accompagnées d'espèces nettement anthropophiles manifestement plantées ou introduites telles que : *Artocarpus altilis* (arbre à pain), *Mangifera indica* (manguier), *Psidium guayava* (goyavier), *Cocos nucifera* (cocotier), *Aleurites moluccana, Carica papaya* (papayer), *Musa spp.* (bananier), etc.

Dans les stades de dégradation avancés, les strates disparaissent et un tapis herbacé à base de Graminées : *Paspalum conjugatum, P. orbiculare, P. paniculatum, Digitaria ciliaris, D. radicosa, Brachiaria subquadripara, Axonopus compressus*, etc., de Cypéracées : *Cyperus, Mariscus, Fimbristylis, Scleria*, etc., et autres adventices, envahit les espaces libres. Les lianes jouent un très grand rôle dans ces formations en se développant de façon remarquable sur les lisières forestières et sur les parois de certains cratères (Pl. 2, *2*) où elles forment de grandes draperies recouvrant toute la végétation sous-jacente qui leur sert de support et, dans les fourrés, chaque arbuste ou buisson en est entièrement recouvert (Pl. 4, *1*). Il s'agit la plupart du temps de Convolvulacées exubérantes : *Merremia peltata, Ipomoea spp.*, mais aussi de Composées : *Mikania micrantha*, de Passifloracées : *Passiflora foetida*, etc.

Selon l'intensité des interventions humaines on peut distinguer différents degrés dans la secondarisation de la forêt primitive et tous les stades qui mènent aux fourrés arbustifs puis buissonnants. Ce phénomène progressif de disparition des strates s'accompagne généralement d'un appauvrissement et d'un changement de flore.

Cultures, jachères, végétation des zones fortement anthropisées

Quelles que soient les cultures (Barrau, 1963) mises en place après défrichage de la végétation primitive (Pl. 4, *2*), elles seront inévitablement accompagnées de tout un lot d'espèces rudérables et messicoles plus ou moins nitrophiles et de répartition pantropicale

ou cosmopolite. Elles appartiennent à des familles variées : Cypéracées (*Cyperus, Mariscus, Fimbristylis*), Graminées (*Rhynchelytrum repens, Eragrostis tenella, Paspalum paniculatum...*), Verbénacées (*Stachytarpheta urticifolia*), Rubiacées (*Spermacoce assurgens*), Euphorbiacées (*Euphorbia atoto, E. hirta, Phyllanthus amarus...*), Composées (*Emilia sonchifolia*), Malvacées (*Sida rhombifolia*), Sapindacées (*Cardiospermum halicacabum*), etc. Suivant les conditions stationnelles locales (cultures irriguées, bas-fonds plus ou moins humides) apparaîtront les espèces déjà signalées des groupements marécageux : *Echinochloa colona, Ludwigia octovalvis, Cyperus compressus*, etc. Les cocoteraies fournissent une ombre tamisée favorisant un tapis graminéen de *Stenotaphrum dimidiatum* (buffalo) accompagné des espèces rudérales habituelles. Elles couvraient jadis une surface considérable surtout à Wallis mais ont été abandonnées peu à peu. Aussi sont-elles maintenant envahies par une végétation secondaire qui les transforme en forêts secondarisées toujours surcimées par les cocotiers qui continuent de se régénérer anarchiquement. Tous les stades intermédiaires sont présents : cocoteraies, cocoteraies embroussaillées, brousses, fourrés et forêts secondaires.

Il en est de même des cultures traditionnelles (taros, kapé, kava, tutu, ignames...) qui, après avoir été laissées en jachères un certain nombre d'années, se réembroussaillent avec les espèces buissonnantes et arbustives citées précédemment et retournent progressivement aux forêts secondarisées. Si un délai suffisant leur était laissé (un siècle ou deux) ces formations retourneraient à la forêt primitive, mais elles sont de nouveau trop rapidement défrichées devant le besoin pressant de nouvelles surfaces à cultiver.

Dans les zones fortement anthropisées telles que bords de route ou de piste, abords de villages et jardins d'habitation, la végétation primitive très abîmée ou complètement disparue est remplacée par une végétation substituée d'espèces introduites, utiles comme les arbres fruitiers (papayers, bananiers, goyaviers, arbres à pain, manguiers, citronniers, etc.), les plantes à parfums (Monokoï), à essences, les espèces d'ombrage ou ornementales (flamboyant) ou encore à usage médicinal.

Landes à Dicranopteris ou « toafa »

Près de la moitié de Wallis et de Futuna est recouverte d'une végétation assez particulière, intermédiaire entre la savane et le maquis de Nouvelle-Calédonie, c'est la lande à *Dicranopteris* ou « toafa ».

Il s'agit manifestement d'une forme de végétation modifiée, issue de la forêt dense humide, par abattages répétés suivis de feux réguliers, et maintenue en équilibre par ces derniers tout au moins à l'échelle humaine. Sans avoir la régularité des décennies passées, les feux sont encore fréquents de nos jours.

Les sols ferrallitiques sous-jacents presque toujours présents sous les landes à *Dicranopteris* semblent être des facteurs favorisant cette évolution plutôt que les conséquences ultérieures de la disparition du couvert forestier. Les forêts qui les recouvraient primitivement, étant moins résistantes aux « agressions » humaines que celles croissant sur des sols peu évolués, ont disparu plus rapidement qu'ailleurs pour être remplacées par une lande à Fougères.







Pl. 3. — 1, **Futuna** : faciès à bambou de la forêt dense (face nord du Mt. Puke) ; 2, **Futuna** : végétation marécageuse d'altitude en contrebas du sommet du Mt. Puke (face nord) ; 3, **Wallis** : végétation marécageuse du lac Kikila.

Par contre, la moindre épaisseur de ces sols ferrallitiques sur les pentes fortes de Futuna est une conséquence de la disparition du couvert forestier qui a induit des phénomènes érosifs entraînant les couches supérieures humifères.

De telles formations occupent les zones planes de l'intérieur de Wallis, depuis les hauteurs de Mata-Utu jusqu'à l'aérodrome de Hihifo. A Futuna, elles apparaissent sur les portions sommitales des crêtes çà et là à travers toute l'île (Pl. 5, *2*). A Alofi, elles existent depuis peu de temps, s'observant sur des surfaces restreintes situées en contrebas du Mt. Kolofau, au Nord-Est et au Nord-Ouest.

La pauvreté de leur composition floristique rend leur physionomie homogène au regard de l'observateur non averti. C'est la raison pour laquelle les habitants les nomment « toafa » ou abusivement « désert ». Cette dernière appellation est inadaptée étant donnée la moyenne des précipitations annuelles existantes (de l'ordre de 2-3000 mm).

La couverture végétale est caractérisée par deux strates : l'une arbustive de 2 à 7 m de hauteur avec : *Pandanus tectorius, Scaevola sericea, Decaspermum fruticosum, Melastoma denticulatum, Maoutia australis* (à Futuna), l'autre herbacée avec une très grande abondance de Fougères : *Dicranopteris linearis* (de loin la plus abondante), *Blechnum orientale, Lycopodiella cernua*, et de Graminées : *Arundo donax, Miscanthus floridulus, Ischaemum indicum, I.* cf. *byrone, Capillipedium spicigerum* (à Futuna), etc., accompagnée d'espèces diverses selon les conditions micro-stationnelles locales. On y retrouve souvent quelques Orchidées terrestres spectaculaires : *Spathoglottis pacifica*, aux fleurs de couleurs éclatantes. Sur le plan biologique les feux ont sélectionné des espèces à système racinaire robuste ou stolonifère (Fougères, Graminées). Il existe plusieurs faciès de cette formation : tantôt exclusivement herbacé là où les sols sont profonds et où les feux sont récents, tantôt buissonnant jusqu'à ressembler à un maquis voire un fourré sur des sols peu épais et où elle a été abritée des incendies depuis assez longtemps (hauteurs de Futuna) (Pl. 5, *3*). Avec un délai suffisant il est probable qu'on assisterait à un retour vers la forêt primitive. Mais cette évolution, très lente, demanderait beaucoup plus de temps que dans le cas des jachères précédemment décrites et situées sur sols plus riches. Les tentatives de reboisement qui ont été effectuées sur ces landes : *Pandanus tectorius* à Futuna ou *Pinus caribaea* (Pins des Caraïbes) et *Metroxylon warburgii* à Wallis, prouvent de façon spectaculaire leur climax forestier [1]. Il est encourageant de constater qu'en sous-bois des plantations de Pins des Caraïbes — espèce pourtant acidifiante pour les sols — une végétation herbacée puis ligneuse se reconstitue.

CONCLUSION

Les cartes de végétation issues de la récente couverture photographique aérienne du Territoire de Wallis et Futuna (effectuée en 1982 par l'I.G.N.) montrent synthétiquement et d'une manière saisissante l'ampleur du recul général de la végétation forestière primitive. Bien sûr la situation se présente différemment selon chaque île en fonction de son particularisme (nombre d'habitants, densité, superficie des terres cultivables, topographie, etc.).

1. Les mécanismes dynamiques qui conduisent la forêt dense humide aux différents types de végétation secondarisée et les possibilités de retour au stade primitif sont résumés sur la figure 4.





Pl. 4. — **Wallis** : **1**, fourrés et forêts secondaires avec abondance de lianes cicatricielles (Sud du Mt. Lulu) ; **2**, culture de taro sur pente en bord de mer (îlot Nukutea).

Wallis, île la plus peuplée (8000 habitants) et où de surcroît les fortes pentes sont rares est celle où les dégâts sont les plus alarmants. Bien qu'il ne reste de la forêt primitive que moins de 15 % de la surface totale, les nouvelles cultures continuent de se faire à ses dépens (cf. l'abattage récent des forêts autour du cratère de Lalolalo). La cote d'alerte est dépassée depuis longtemps et des mesures de sauvegarde doivent être impérativement et rapidement prises.

A Futuna, des secteurs forestiers importants ont longtemps été protégés des feux et de l'abattage grâce au relief escarpé. Mais devant la rareté des terrains plats, des pentes de plus en plus fortes (jusqu'à 80 %, voire aux limites de l'adhérence quand on les escalade !) sont peu à peu défrichées et brûlées avec tous les risques inhérents d'érosion (Pl. 6, *1*). Pour le voyageur qui arrive en avion cette île se signale de très loin à certaines époques de l'année par d'abondantes fumées sur l'horizon, indices des incendies ou brûlis dévastateurs. Futuna possède cependant encore plus de 30 % de sa surface couverte en forêts denses à peu près intactes qu'il est encore possible d'aménager et de sauvegarder.

Alofi enfin, la moins touchée, est recouverte à plus de 70 % par sa végétation primitive. Certains endroits cependant ont déjà atteint le stade de « toafa » toujours pour les mêmes raisons. C'est bien sûr l'accroissement démographique de Futuna qui incite les populations à aller cultiver à Alofi. Pour l'instant le manque d'eau douce empêche leur installation de façon sédentaire mais nul ne peut prévoir ce que sera le devenir de cette île le jour où sera envisagé le pompage de la nappe phréatique. Le déboisement serait ici plus catastrophique qu'ailleurs car il serait pratiquement impossible de reboiser sur des sols aussi peu profonds (les dalles coralliennes occupant la presque totalité de l'île).

Dans tous les cas, ce recul général et massif de la forêt est un des problèmes les plus préoccupants du territoire. C'est le point de départ d'une évolution régressive et difficilement réversible.

LA FLORE

HISTORIQUE

Malgré l'ancienneté de leur découverte (1616 pour Futuna et Alofi, 1767 pour Wallis), les premières récoltes signalées ne datent que du milieu du siècle passé avec HOME puis GRAEFFE. A en croire les ouvrages où elles sont pour les premières fois citées (DRAKE DEL CASTILLO, 1886, 1892 ; SEEMANN, 1865), elles seraient très peu nombreuses (quelques dizaines au plus) et ne concerneraient que Wallis ! Il y a eu manifestement une confusion de lieu pour ces auteurs car il est certain d'une part que HOME et GRAEFFE sont passés à Futuna : le premier en 1852 (HOME, 1853) et le second en 1866 et 1867 (GRAEFFE, 1867, 1868) et d'autre part que ce dernier au moins y a récolté puisque le type même de *Cyrtandra futunae* a été décrit par KRAENZLIN en 1928 sur un échantillon de GRAEFFE provenant de cette localité.

Il faut attendre 1932 avec les récoltes de BURROWS (BURROWS, 1936, 1937) ethnologue du Bishop Museum pour mieux connaître botaniquement le Territoire. Mais ce n'est en fait que depuis 1968-69 que l'on possède un échantillonnage sérieux et représentatif de sa flore avec les récoltes de H. S. MACKEE puis de D. E. YEN (315 échantillons au total) qui furent étudiées et publiées dans le travail de ST JOHN & SMITH en 1971. En ajoutant le complément (168 spécimens) de P. V. KIRCH (ST JOHN, 1977) la flore de Wallis et Futuna est représentée à cette date par 296 espèces de plantes vasculaires (dont 182 indigènes) réparties en 63 familles de phanérogames en plus des Ptéridophytes.

Si on y ajoute le matériel rassemblé par les prospections de la dernière décennie — dont les 3 missions botaniques ORSTOM mentionnées dans l'introduction, qui, à elles seules, ont permis la récolte de 1250 spécimens en plusieurs parts — [1] on arrive à un total de plus de 1600 échantillons.

MÉTHODES D'ÉTUDES ET SOURCES D'INFORMATIONS

L'analyse floristique qui suit est limitée aux plantes vasculaires et même essentiellement aux Phanérogames de la Flore indigène (les Ptéridophytes, faisant l'objet d'un article à part, seront seulement mentionnés ici). Ce travail s'est fait exclusivement à partir des récoltes connues citées et déterminées (Annexe I). Pour les échantillons antérieurs à 1977 nous avons repris les déterminations de ST JOHN & SMITH (1971) et ST JOHN (1977) en mettant à jour la synonymie, au besoin. Une quinzaine d'échantillons de YEN en provenance de Futuna et d'Alofi parmi les 137 signalés globalement (p. 314) par ST JOHN & SMITH (1971) ont, pour des raisons obscures (mauvais état, stérilité, répétition... ?), été omis dans leur liste des espèces. Ils n'ont donc pu être mentionnés dans notre tableau.

Tous les échantillons récents (GAILLET, HOFF, LETOCART, MORAT, SIORAT, TOUTAIN, VEILLON) portés dans l'Annexe I ont été vérifiés, déterminés ou confirmés par les spécialistes concernés (voir p. 287) ou par nous-mêmes. En outre il existe à l'herbier de Paris, 22 échantillons de ROURE LE FUR (1980) en provenance exclusive de Wallis (communication de M. HOFF), qui n'ont pas été vus. Leur détermination trop incertaine font qu'ils n'ont pas leur place dans l'Annexe I. Ils seront cependant pris en considération dans le Tableau 1 pour le décompte des échantillons.

Ainsi le décompte des taxons (celui des espèces et dans une moindre mesure celui des genres) présents dans chacune des 3 îles et dans leur ensemble, issu de l'analyse de l'Annexe I, ne peut-il être rigoureusement exact et ne représente qu'un ordre de grandeur approché de la richesse de la flore. D'autant plus que quelques espèces surtout introduites, utiles, alimentaires et ornementales (manguiers, papayers, tomates, hibiscus, etc.) signalées dans des rapports (COHIC, 1950 ; BARRAU, 1963) n'ont pas été prises en compte car ne possédant pas d'herbiers correspondants. Toutefois, n'appartenant pas à la flore indigène, leur absence n'altèrera pas les résultats de l'analyse floristique. Par contre certaines corrections ont été apportées aux lacunes de l'Annexe I. C'est le cas notamment pour 3 taxons indigènes : L'existence de *Cocos nucifera* dans les 3 îles, du genre *Pandanus* à Futuna ainsi que

1. Deux jeux complets sont prévus : l'un pour le futur herbier territorial de Mata Utu (mais conservé pour l'instant à Nouméa), l'autre pour le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. De nombreux duplicata ont été envoyés aux diverses Institutions mentionnées pages 287 et 288.

d'un bambou indigène dans des formations forestières de la même île, qui en l'absence de récoltes s'appuie sur des documents photographiques (Pl. 2, *2* ; 3, *1*, *2* ; 6, *1*).

Enfin, malgré les soins apportés par tous ceux qui ont examiné les échantillons, certains doutes subsistent quant à leur identité spécifique et certaines espèces pouvant être différentes sont parfois regroupées sous *spp*. Leur compte rigoureux devient alors impossible.

Les caractéristiques particulières de la flore : endémisme, répartition géographique, affinités floristiques ne peuvent s'effectuer que sur la flore indigène, aussi a-t-il fallu identifier les espèces introduites pour les soustraire de l'ensemble. Or de nombreux doutes subsistent surtout dans la flore adventice ou pour d'autres plantes qui, bien que cultivées comme espèces utiles ou ornementales (*Pandanus whitmeeanus, Leucas decemdentata*), ont été récoltées dans des stations naturelles et ont beaucoup de chances d'être indigènes.

Certaines d'entre elles ont autant de chances d'être introduites que disséminées par des moyens naturels. C'est le cas de *Polypremum procumbens* qui malgré sa répartition étrange [1], croît en stations marécageuses.

Aussi s'est-on limité dans l'Annexe I à ne qualifier d'espèces introduites (marquées par un astérisque) que celles l'étant avec certitude ou ayant toutes probabilités de l'être. Les taxons douteux sont donc laissés avec la flore indigène.

Les biotopes sont fournis par les échantillons d'herbiers. Cette précision est parfois absente sur les récoltes anciennes.

Les localisations par île proviennent aussi de renseignements fournis par les échantillons. Elles sont corrigées sur les tableaux de répartitions des genres quand les lacunes sont trop flagrantes et que les preuves photographiques existent (exemple déjà cité du genre *Pandanus* présent à Futuna).

Les répartitions géographiques des genres en dehors du Territoire sont issues de la littérature existante. Citons en particulier le travail fondamental de van Balgooy (1971) revu et mis à jour en fonction des nouvelles données fournies par des publications plus récentes : certains fascicules de la « Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances », de la « Flora Malesiana », les volumes 3 et 4 du « Pacific Plant Areas » et les 2 premiers tomes de la « Flora Vitiensis Nova ». Dans certains cas, l'herbier de Nouméa riche en collections du Vanuatu (plus de 6000 échantillons) a permis de préciser la présence ou l'absence de certains taxons dans ce territoire.

Les divisions phytogéographiques adoptées sont celles de van Balgooy (1971) considérablement modifiées compte-tenu de l'exiguïté du Territoire étudié en regard du Pacifique et du reste du monde. Ont été retenues :

1. Afrique (avec Madagascar, les Mascareignes et les Seychelles).
2. Asie (y compris le Japon et Formose mais à l'exclusion de la presqu'île malaise).
3. Malésie (dans le sens de l'aire étudiée par la « Flora Malesiana » à l'exception de la Nouvelle-Guinée).
4. Nouvelle-Guinée (et ses îles annexes sauf Bougainville).
5. Australie (avec ses îles annexes : Tasmanie, Lord Howe, Norfolk).
6. Pacifique :
   - 6 a. Salomons (avec Bougainville).
   - 6 b. Nouvelles-Hébrides (Vanuatu et Santa Cruz).

1. En dehors de l'Amérique on ne l'a retrouvé qu'à Hawaii, Guam, Wallis et Futuna (communication personnelle de R. Fosberg & M. H. Sachet qui l'ont déterminé).







Pl. 5. — **Futuna** : **1**, *Bikkia tetrandra* ; **2**, extension du toafa vue du Mt. Puke ; au fond l'île d'Alofi ; **3**, toafa à aspect de fourré buissonnant à *Scaevola, Ischaemum, Decaspermum, Dicranopteris*, etc.

6 c. Nouvelle-Calédonie et Dépendances.
6 d. Nouvelle-Zélande et toutes ses dépendances géographiques.
6 e. Fidji.
6 f. Pacifique Nord regroupant artificiellement les îles Bonins, Carolines, Marianes, Marshall, Tuvalu, Kiribati, Phœnix, Tokelau et Hawaii.
6 g. Samoa.
6 h. Tonga (avec Niue).
6 i. Polynésie (Polynésie Française et les îles Cook).

7. Amérique.

RÉSULTATS

Bien que tout soit loin d'être connu, l'ensemble du matériel récolté s'élève à 1638 échantillons. Ils permettent de se faire une idée raisonnable de la flore de cet archipel.

Si l'on compare cet archipel à celui du Vanuatu : 1638 échantillons pour 211 km^2 dans le premier cas (7,7 échantillons au km^2), contre 7500 [1] pour 12500 km^2 dans l'autre (0,6 échantillon au km^2), le premier apparaît théoriquement comme beaucoup mieux connu. Cette constatation est renforcée par la moindre extension géographique en latitude et longitude de Wallis et Futuna ainsi que son relief moins accusé qui limitent le nombre de niches écologiques donc sa possibilité de spéciation par rapport au Vanuatu.

De même si l'on compare Wallis (96 km^2) à l'ensemble homogène (ancienneté et relief identiques, proximité) Futuna-Alofi (115 km^2), on s'aperçoit que ces 2 dernières îles avec leur topographie plus accentuée (500 et 400 m d'altitude), leur accessibilité moindre, leur couvert forestier mieux conservé parce que beaucoup moins peuplées (cf. cartes de végétation), restent sûrement sous-explorées en dépit de leur nombre d'échantillons légèrement supérieur : 863 contre 775 à Wallis.

Telle qu'elle est actuellement connue, la flore de Wallis et Futuna se répartit en 475 espèces [2] dont 416 Phanérogames et 59 Ptéridophytes.

Si l'on ne considère que la flore indigène, de loin la plus intéressante, il existe 292 espèces de Phanérogames réparties en 189 genres, et 72 familles dont les Triuridacées, Thyméléacées, Ménispermacées, Olacacées, Balanophoracées, Scrophulariacées qui n'avaient encore jamais été signalées sur ce Territoire. Sur ces 292 espèces, 244 sont présentes à Futuna-Alofi contre 175 seulement à Wallis. Cette différence est confirmée sur le plan générique : 171 sur 189 pour le premier ensemble contre 124 pour Wallis. Cette particularité est encore renforcée si l'on ne tient compte que des genres dont la présence est exclusive dans l'une ou l'autre partie : 18 seulement pour Wallis [3] contre 65 pour Futuna-Alofi [4].

L'endémisme est faible. Aucun genre et 7 espèces seulement jusqu'à présent sont endémiques : *Cyrtandra futunae, Medinilla racemosa, Aglaia psilopetala, Peperomia futunaen-*

1. Ensemble approximatif de tous les échantillons d'herbiers existant dans les herbiers du monde (recensement en cours effectué par P. CABALION).

2. Compte tenu des réserves faites sur l'exactitude de ces chiffres.

3. Dont la plupart sont précisément des genres de vaste répartition ou présents dans la végétation secondaire : *Commelina, Rhynchospora, Schoenus, Bothriochloa, Miscanthus, Teucrium, Sophora, Tephrosia, Eugenia, Dodonaea, Suriana*..., et dont l'existence à Futuna-Alofi est très probable.

4. Dont la plupart sont des genres de forêt dense et souvent inféodés à une certaine altitude : *Scirpodendron, Acanthephippium, Appendicula, Cynorkis, Erythrodes, Habenaria, Moerenhoutia, Nervilia, Pseuderia, Zeuxine, Sciaphila, Meryta, Hypserpa, Myristica, Anacolosa, Peperomia, Pittosporum, Antirhea, Bikkia, Canthium, Neonauclea, Ophiorrhiza, Melicope, Sterculia, Phaleria, Cypholophus, Elatostema, Laportea, Leucosyke, Maoutia, Pipturus*, etc.



Pl. 6. — **Futuna** : **1**, défrichement sur forte pente (Pte des Pyramides) ; **2**, *Cyrtandra futunae*.

sis, *Elatostema yenii* déjà signalées depuis 1971 et 1977, auxquelles on peut ajouter *Meryta sp.* et *Hypserpa sp.* qui seraient nouvelles (communications personnelles respectivement de P. LOWRY et L. FORMAN). Toutes ces espèces endémiques existent sur l'ensemble Futuna-Alofi, dont 6 exclusivement. Une seule d'entre elles *Aglaia psilopetala* se retrouve aussi à Wallis.

TABLEAU 1 : Répartition par île des échantillons et taxons connus de la Flore de Wallis et Futuna.

	WALLIS	FUTUNA	ALOFI	FUTUNA ET ALOFI	TOTAL	
Nombre d'échantillons (plantes vasculaires)	775 [1]	662	186	863 [2]	1638 [1 2]	
Nbre d'espèces Phanérogames	255	294	94	325	416	475
Nbre d'espèces Ptéridophytes	34	47	19	51	59	
Nombre d'espèces indigènes (Phanérogames)	175	214	85	244	292	
Nombre d'espèces endémiques	1	6	4	7	7	
Nombre de genres indigènes	124			171	189	
Nombre de genres indigènes présents exclusivement	18			65	189	

1. y compris les 22 échantillons de ROURE LE FUR non mentionnés dans l'annexe I.
2. y compris les 15 échantillons de YEN.

Tout ceci met en évidence la plus grande richesse et l'originalité de Futuna et Alofi au sein de l'archipel. Ces particularités s'expliquent aisément par l'ancienneté de leur substrat géologique et leur situation géographique nettement plus occidentale que Wallis.

AFFINITÉS FLORISTIQUES DE WALLIS ET FUTUNA

La liste des genres de la flore phanérogamique indigène de Wallis et Futuna ainsi que leur répartition dans les différents Territoires phytogéographiques sont données dans l'Annexe II.

Si on considère le nombre de genres partagés par Wallis et Futuna avec chacune de ces entités (Tableau 2 et Fig. 5) on constate que le nombre de genres communs est très élevé avec : la Nouvelle-Guinée (185), la Malésie (184), l'Asie (182), Fidji (178), les Nouvelles-Hébrides (175) et secondairement avec l'Australie (167), les Salomons et les Samoa (166), le Pacifique Nord (164), la Nouvelle-Calédonie (163) et Tonga (158). La place de la Nouvelle-Zélande est insignifiante (36) ce qui n'a rien de surprenant.

Ces chiffres particulièrement élevés sont alourdis par 87 genres pantropicaux de présence peu significative. Ils indiquent beaucoup plus une dispersion réussie (anémochorie, zoochorie) que de réelles affinités floristiques. La comparaison devrait être améliorée en éliminant l'élément pantropical (Tableau 2 et Fig. 5). En fait le classement général change peu mais des regroupements apparaissent :

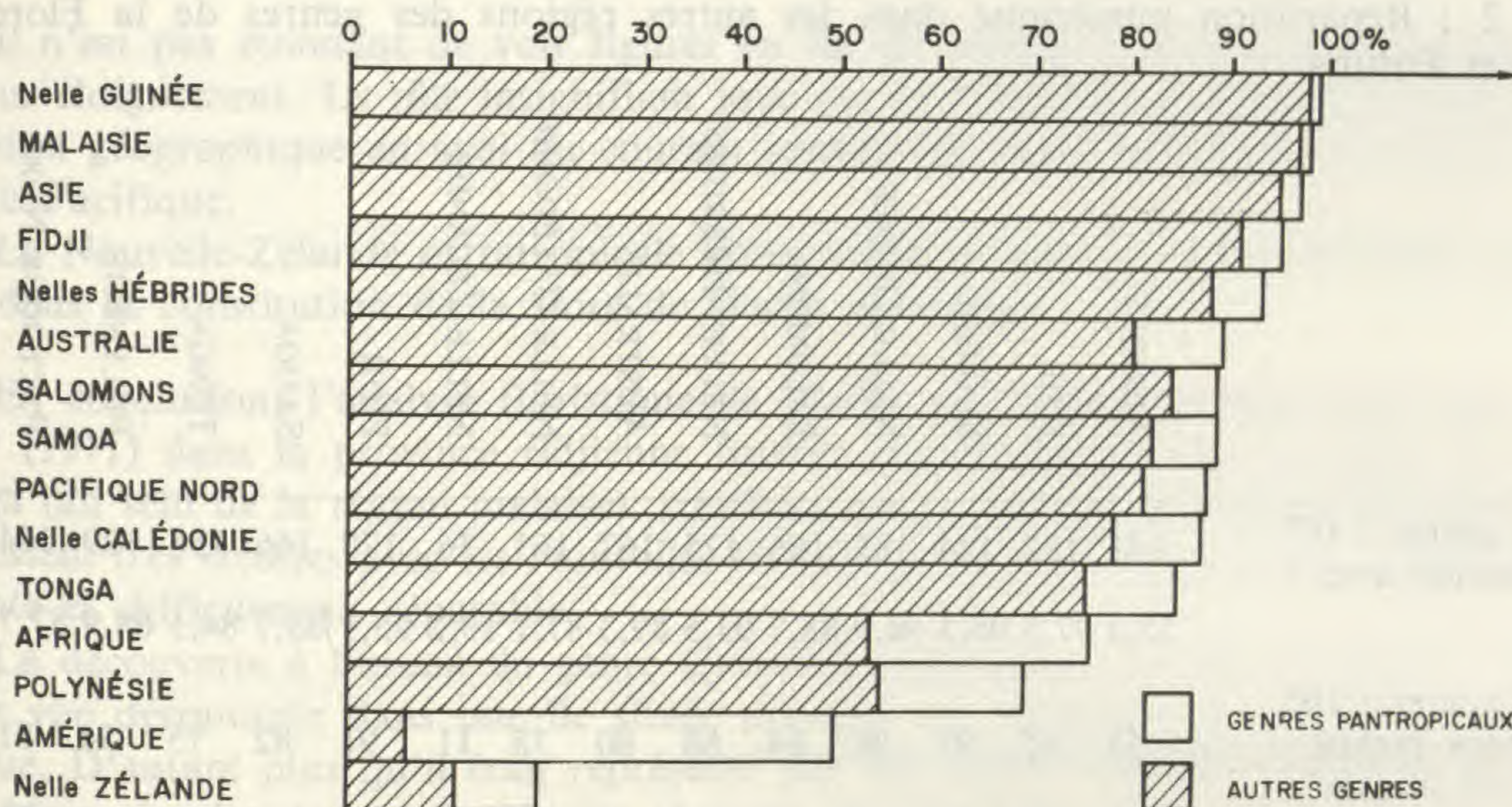


Fig. 5. — Représentation graphique du Tableau 2.

La Nouvelle-Guinée, la Malésie et l'Asie restent groupées en tête : respectivement avec, 98, 97 et 95 genres suivies de peu par Fidji toujours en 4e place (91) qui devance les Nouvelles-Hébrides (88). Plus loin derrière, l'Australie (80) est reléguée à la 9e place après les Salomons (84) tandis que Tonga (75) à la 11e place est nettement distancée par les Samoa.

En valeur absolue le recul du nombre de genres partagés est très important pour l'Amérique (de 93 à 6 !), pour l'Afrique (de 141 à 53) et pour la Polynésie (de 129 à 54). Il démontre que l'essentiel de la flore commune à chacun de ces territoires et à Wallis et Futuna est constitué d'éléments pantropicaux.

L'origine principalement malésiano-papoue et indomalaise de cette flore est évidente et les affinités floristiques de ce territoire sont étroites avec Fidji, géographiquement proche, mais aussi avec les Nouvelles-Hébrides et les Salomons. Vers l'Est elles s'amenuisent légèrement avec les Samoa et très nettement avec Tonga et la Polynésie.

L'Annexe II montre aussi le peu d'originalité sur le plan générique de la flore de Wallis et Futuna. Très nombreux sont les genres pantropicaux, paléotropicaux ou panpacifiques et rares sont les genres restreints à un nombre réduit de territoires, pouvant avoir une signification particulière. Deux genres seulement *Polypremum* [1] et *Cynorkis* sont limités à deux territoires : l'Amérique et le Pacifique Nord, pour le premier, Fidji et l'Afrique pour le second. Les autres, appartenant souvent aux Orchidées (diaspores particulièrement légères) sont de plus large répartition :

— *Rhynchophreatia, Pueraria* (5 autres territoires) ;
— *Acanthephippium, Peristylus, Amylotheca, Citrus* (6 autres territoires) ;
— *Pseuderia, Gymnema, Anacolosa* (7 autres territoires) ;
— *Scirpodendron, Hypserpa, Antiaris, Pometia, Leucosyke* (8 autres territoires) ce qui n'est plus à proprement parler une répartition restreinte !

1. Et encore d'indigénat douteux.

TABLEAU 2 : Répartition numérique dans les autres régions des genres de la Flore de Wallis et Futuna.

	Afrique	Asie	Malésie	Nelle-Guinée	Salomons	Nelles-Hébrides	Australie	Nelle-Calédonie	Nelle-Zélande	Fidji	Samoa	Tonga	Polynésie	Pacifique Nord	Amérique
Nombre de genres : 187 dont en commun avec :	141	182	184	185	166	175	167	163	36	178	166	158	129	164	93
% :	75,4	97,3	98,3	98,9	88,7	93,5	89,3	87,1	19,2	95,1	88,7	84,5	68,9	87,7	49,7
Nombre de genres : 100 (pantatropicaux exclus) dont en commun avec :	53	95	97	98	84	88	80	78	11	91	82	75	54	81	6
% :	53	95	97	98	84	88	80	78	11	91	82	75	54	81	6

Si l'on affecte chaque territoire de l'indice de parenté floristique [1] proposé pour l'étude de la forêt dense humide néocalédonienne (MORAT, VEILLON & MACKEE, 1984) en l'appliquant aux genres présents dans au plus neuf autres territoires, on trouve :

Nouvelle-Guinée	3,0	soit	12,8 %
Malésie	2,9	»	12,4 %
Asie	2,6	»	11,1 %
Fidji	2,2	»	9,4 %
Nouvelles-Hébrides	1,8	»	7,7 %
Salomons	1,7	»	7,3 %
Samoa	1,6	»	6,8 %
Pacifique Nord	1,5	»	6,4 %
Nouvelle-Calédonie	1,5	»	6,4 %
Tonga	1,3	»	5,5 %
Australie	1,3	»	5,5 %
Afrique	1,1	»	4,7 %
Amérique	0,8	»	3,4 %
Polynésie	0,1	»	0,6 %
Nouvelle-Zélande	0	»	0,0 %
TOTAL	23,4	»	100 %

Les cinq premiers territoires : Nouvelle-Guinée, Malésie, Asie, Fidji et Nouvelles-Hébrides sont les mêmes que ceux du classement précédent. Ils sont confirmés comme ceux ayant les affinités floristiques les plus étroites avec Wallis et Futuna. Puis viennent dans le même ordre que dans le Tableau 2 : les Salomons, Samoa, le Pacifique Nord, la Nouvelle-Calédonie et Tonga, mais tous devant l'Australie qui bascule au 11e rang.

1. Proportionnel au nombre de genres partagés en commun et inversement proportionnel aux nombres de territoires dans lesquels ils sont présents (en dehors de Wallis et Futuna).

Il n'est pas étonnant de voir figurer en fin de tableau l'Afrique et l'Amérique du fait de leur éloignement. Le rôle insignifiant joué par la Polynésie est plus surprenant malgré sa situation géographique en aval du courant général (de sens Ouest-Est) du peuplement végétal du Pacifique.

La Nouvelle-Zélande extratropicale voire subantarctique n'a manifestement joué aucun rôle dans la constitution de la flore de Wallis et Futuna.

En conclusion, l'analyse floristique de Wallis et Futuna, archipel placé par VAN BALGOOY (1971) dans la province fidjienne formée principalement par les Fidji, les Samoa et Tonga (au sein de la région malaise), confirme cette situation. D'autant plus que ses affinités restent très étroites avec les Nouvelles-Hébrides, province située plus à l'Ouest de la précédente et difficilement séparable.

La découverte à Futuna du genre *Cynorkis* typiquement africano-malgache était à première vue déroutante dans une île située presque aux antipodes de son aire de répartition connue. D'autant plus qu'il était représenté par une espèce réputée endémique de Madagascar. Mais simultanément P. KORÈS révisant les Orchidées pour la Flora Vitiensis Nova reconnaissait [1] à Fidji *Habenaria cynorchidacea* Schweinf. comme synonyme de *Cynorkis fastigiata* Thouars. Il est donc probable que des révisions ultérieures dans des régions intermédiaires : Nouvelles-Hébrides, Salomons, Nouvelle-Guinée, Malésie, étendent l'aire de distribution de cette espèce et de ce genre actuellement nettement disjointe.

Les autres découvertes comme *Sciaphila, Hypserpa* étendent notablement vers l'Est leur aire de répartition, ou vers le Sud comme celle de *Polypremum* genre américain nouveau pour le Pacifique Sud. En dehors de ces exemples cités, les présences nouvellement signalées n'ont fait la plupart du temps que combler des lacunes dans la répartition connue des taxons concernés. Tel est le cas de *Scirpodendron, Acanthephippium, Balanophora, Lindernia, Anacolosa, Phaleria*, etc. On ne peut exclure quelques autres découvertes exceptionnelles et inattendues mais il est plus probable que les prospections à venir ne feront que renforcer cette tendance. Ainsi les absences actuelles de *Dianella, Spiraeanthemum, Paramapania*, etc. sont probablement dues à une prospection inachevée et ces genres, présents sur les archipels voisins, sont à rechercher.

La position géographique de cet archipel situé à égale distance de Fidji et Samoa d'une part, de Tuvalu et de Tonga d'autre part, en fait un maillon floristique intermédiaire idéal de la province fidjienne mais ce manque d'isolement prononcé est à l'origine du peu d'originalité de sa flore.

REMERCIEMENTS : Un certain nombre d'échantillons appartenant à différentes familles botaniques ont été envoyés pour identifications ou confirmations aux spécialistes suivants : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris : L. ALLORGE (Apocynacées), F. BADRÉ (Ptéridophytes), N. HALLÉ (Orchidées), H. HEINE (Acanthacées, Boraginacées, Convolvulacées, Labiatées, Sapotacées, Solanacées, Verbénacées), C. TIREL (Eléocarpacées). — Royal Botanic Gardens, Kew : E. J. H. CORNER (Moracées), L. L. FORMAN (Ménispermacées). — Commonwealth Forestry Institute, Oxford : D. J. MABBERLEY (Méliacées). — Rijksherbarium, Leiden : P. W. LEENHOUTS (Burséracées, Sapindacées). — Botanical Institute, Aarhus : I. NIELSEN (Légumineuses). — University of Malaya, Kuala Lumpur : B. C. STONE (Pandanacées) . — Smithsonian Institute, Washington : F. R. FOSBERG & M. H. SACHET (Agavacées, Aizoacées, Annonacées, Araliacées, Combrétacées, Commélinacées, Composées, Cucurbitacées, Cypéracées, Ebénacées, Euphorbiacées, Loganiacées, Malvacées, Flacourtiacées, Gesnériacées,

1. Communication personnelle de N. HALLÉ.

Graminées, Mélastomatacées, Myrtacées, Onagracées, Olacacées, Pipéracées, Rubiacées, Urticacées, etc.). — National Australian Herbarium, Canberra : T. G. HARTLEY (Rutacées).

D'autre part, H. S. MACKEE nous a communiqué plusieurs renseignements concernant la flore de Wallis et Futuna et du Pacifique en général ; il a relu tout le texte pour en corriger les imperfections. M. HOFF nous a envoyé ses échantillons d'herbier et les informations correspondantes.

BIBLIOGRAPHIE

AUBERT DE LA RUE, E., 1935*a*. — La constitution géologique des îles Wallis et Futuna. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris* 200 : 328-330.

AUBERT DE LA RUE, E., 1935*b*. — Les îles Wallis et Futuna, le pays et les habitants. *La Terre et la Vie*, Paris, n° 2, Fév., p. 51-56, ill.

AUBERT DE LA RUE, E., 1963. — Introduction à la Géologie et à la Géographie des Iles Wallis et Horn. *J. Soc. Océanistes* 19 : 47-56.

BALGOOY, M. M. J. VAN, 1971. — Plant Geography of the Pacific. *Blumea* 6 : 1-222.

BALGOOY, M. M. J. VAN, 1975. — *Pacific Plant Areas 3* (*Z.W.O.*), Rijksherbarium, Leiden.

BALGOOY, M. M. J. VAN, 1976. — In PAIJMANS, K., ed., *New Guinea Vegetation*. C.S.I.R.O. with A.N.U., Canberra.

BALGOOY, M. M. J. VAN, 1984. — *Pacific Plant Area 4*, Rijksherbarium, Leiden.

BARRAU, J., 1963. — L'agriculture des Iles Wallis et Futuna. *J. Soc. Océanistes* 19 : 159-171.

BEAUDOU, A. G. & LATHAM, M., 1982. — *Mission pédologique de reconnaissance à Wallis, Futuna et Alofi. Rapport préliminaire*. ORSTOM, Centre de Nouméa, Multigr. 32 p. + annexe.

BURROWS, E. G., 1936. — Ethnology of Futuna. *Bernice Bishop Museum Bull.* 138 : 1-239.

BURROWS, E. G., 1937. — Ethnology of Uvea (Wallis Island). *Bernice Bishop Museum Bull.* 145 : 1-176.

CHRISTOPHERSEN, E., 1935. — Flowering Plants of Samoa. *Bernice Bishop Museum Bull.* 128 : 1-221.

CHRISTOPHERSEN, E., 1938. — Flowering Plants of Samoa II. *Bernice Bishop Museum Bull.* 154 : 3-77.

DING HOU, 1962. — Anacardiaceae. *Flora Malesiana*, ser. I, vol. 8, part 3 : 395-548.

DRAKE DEL CASTILLO, E., 1886. — *Illustrationes Florae Insularum Maris Pacifici*. 458 p., 50 *tab.*, Paris.

DRAKE DEL CASTILLO, E., 1893. — *Flore de la Polynésie Française*, 352 p. + carte, Paris.

DRENTH, E., 1976. — Taccaceae. *Flora Malesiana*, ser. I, vol. 7, part 4 : 806-819.

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES, 1982. — *Rapport sur Wallis et Futuna. Étude de l'environnement lagunaire et récifal* : 1-101.

GARNOCK-JONES, P. J., 1977. — Plant Communities on Labeka and southern Vanua Balavu Lau group, Fiji. *Royal Society of New Zealand*, Bull. 17 : 95-117.

GRAEFFE, E., 1867. — Reise nach den verschiedenen Inseln der Südsee. *Ausland*. Augsburg 40, Jg. 48 : 1139-1144 ; 49 : 1159-1164 ; 50 : 1184-1191.

GRAEFFE, E., 1868. — Reisen in der Südsee. *Ausland*. Augsburg 41 : 529-533 ; 559-563.

HANSEN, B., 1976. — Balanophoraceae. *Flora Malesiana*, ser. I, vol. 7, part 4 : 783-806.

HEINE, H., 1984. — Convolvulacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 13 : 6-91.

HEMSLEY, W. B., 1894. — The Flora of the Tonga or Friendly Islands. *Journ. Linn. Soc., Bot.* 30 : 158-217.

HOME, E., 1853. — Proceedings of H.M.S. « Calliope » amongst the South Sea Islands. *Nautical Magazine*, London : 449-460 ; 511-516.

KENG, H., 1978. — Labiateae. *Flora Malesiana*, ser. I, vol. 8, part. 3 : 301-394 ; ser. I, vol. 9, part 3 : 567.

KERN, J. H., 1974. — Cyperaceae. *Flora Malesiana*, ser. I, vol. 7, part 3.

LIKUVALU, A., 1979. — Histoire et migrations à Wallis et Futuna. *Bull. Soc. d'Études Hist. de la Nelle-Calédonie* : 40-119.

MEERENDONK, VAN DE, J. P. M., 1984. — Triuridaceae. *Flora Malesiana*, ser. I, vol. 10, part. 1 : 109-121.

MORAT, P., VEILLON, J.-M. & HOFF, M., 1983. — *Introduction à la végétation et à la Flore du Territoire de Wallis et Futuna*, 58 p., ORSTOM, Nouméa.

MORAT, P., VEILLON, J.-M. & MACKEE, H. S., 1984. — *Floristic Relationships of New Caledonian Rain Forest Phanerogams*, in RAVEN, P., RADOVSKY, F. & SOHMER, S. H. *Biogeography of Tropical Pacific*, Honolulu, Bernice Bishop Museum, Special Publication n° 72 : 71-128.

MOREAU, Y., 1980. — *Contribution à la climatologie de Wallis*. Service de la Météorologie, Wallis et Futuna.

NIELSEN, I., 1983. — Légumineuses-Mimosées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 12 : 1-103.

PHILIPSON, W. R., 1979. — Araliaceae. *Flora Malesiana*, ser. I, vol. 9, part 1 : 1-105.

RAVEN, P. H., 1977. — Onagraceae. *Flora Malesiana*, ser. I, vol. 8, part 2 : 98-113.

RECHINGER, K., 1910. — Botanische und zoologische Ergebnisse einer wissenschaftlichen Forschungsreise nach den Samoa Inseln. *Akad. Wiss. Denkschr.* : 201-388.

REINECKE, F., 1898. — Die Flora der Samoa Inseln, 2. *Bot. Jahrb.* 25 : 578-708.

ST JOHN, H., 1977. — Additions to the Flora of Futuna Island, Horn Islands. Pacific Plant Studies 33. *Phytologia* 36 (4) : 367-373.

ST JOHN, H. & SMITH, A. C., 1971. — The vascular Plants of the Horn and Wallis Islands. *Pacific Science* 25 (3) : 313-348.

SEEMANN, B., 1865. — *Flora vitiensis*, 453 p., 100 *tab.*, London.

SERVANT, L. C., 1838. — Extrait d'une lettre au Curé de Grézieu-le-Marché (Missionnaire mariste, 1807-60) Hokianga le 22 Mai. *Annales de la Propagation de la Foi*, Lyon 11 : 141-145.

SHAW, H. K. A., 1975. — The Euphorbiaceae of Borneo. *Kew Bull.*, Additional Series IV.

SHAW, H. K. A., 1980. — The Euphorbiaceae of New Guinea. *Kew Bull.*, Additional Series VIII.

SLEUMER, H., 1984. — Olacaceae. *Flora Malesiana*, ser. I, vol. 10, part 1 : 1-29.

SMITH, A. C., 1979. — *Flora vitiensis Nova* I. Pacific Tropical Garden, Hawaii.

SMITH, A. C., 1981. — *Flora vitiensis Nova* II. Pacific Tropical Garden, Hawaii.

SOEPADMO, E., 1977. — Ulmaceae. *Flora Malesiana*, ser. I, vol. 8, part 2 : 1-76.

STEVENS, P. F., 1980. — A Revision of the Old World Species of Calophyllum (Guttiferae). *Journ. Arn. Arb.* 61 (2 et 3) : 117-699.

TERCINIER, G., 1960. — *Étude des sols de Wallis, leurs propriétés et vocations*. I.F.O.-O.R.S.T.O.M., Nouméa, Nouvelle-Calédonie, Multigr. 60 p.

TIREL, C., 1982. — Eléocarpacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 11 : 3-124.

WEBSTER, G. L., 1984. — A revision of Flueggea (Euphorbiaceae). *Allertonia* 3 (4) : 259-312.

WHISTLER, A., 1980. — The Vegetation of Eastern Samoa. *Allertonia* 2 (2) : 45-190.

WHISTLER, A., 1983. — Vegetation and Flora of the Aleipata Islands, Western Samoa. *Pacific Science* 37 (3) : 277-249.

YUNCKER, T. G., 1959. — Plants of Tonga. *Bernice Bishop Museum Bull.* 220 : 1-283.

Hill, E., 1933. — Plantae [illegible], Pl. [illegible] Cabinet Magazine, London, 4th ser., [illegible].

[illegible], 1978. — Liliaceae. Flore Malesiana, ser. [illegible], vol. [illegible], part [illegible].

Kerr, J. H., 1976. — Hypericaceae. Flore Malesiana, ser. 1, vol. [illegible], part [illegible].

Lawalrée, A., 1978. — Histoire et [illegible] à Wallis [illegible] Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. [illegible] 40-119.

Mabberley, [illegible] & [illegible] M., 1984. — Triuridaceae. Flora Malesiana, ser. 1, vol. [illegible], part [illegible] 109-121.

Meijer, [illegible] Vinnicken, [illegible] & [illegible] M., 1983. — [illegible] à Wallis et Futuna [illegible] Flore de Wallis et Futuna, [illegible] ORSTOM, Nouméa.

[illegible] J. & [illegible] 1986. — [illegible] Sans Forme [illegible] in [illegible] P. [illegible] & [illegible] A. H. [illegible] Natural History [illegible] Bishop Museum Special Publication [illegible].

[illegible] Y., 1980. — Contribution à la [illegible] de Wallis [illegible] Nouméa.

[illegible] 1982. — [illegible] Malesiana, [illegible] 1-122.

[illegible] W. R., 1978. — Araliaceae. Flora Malesiana, ser. 1, vol. 8, part 1, 1-116.

[illegible] P. H., 1977. — [illegible] Flora Malesiana, ser. 1, vol. 8, part 2, 98-174.

[illegible] K., 1910. — [illegible] und [illegible] Bot. [illegible] 201-328.

[illegible] F., 1896. — The Flora of Samoa [illegible] Bot. [illegible] 176-[illegible].

St. John, H., 1974. — Additions to the Flora of Futuna [illegible] 33 (4): 364-374.

St. John, H. & Smith, A. C., 1971. — The Vascular Plants of the Horne and Wallis Islands. Pacific Science 25 (3): 313-348.

[illegible], 1983. — [illegible]

[illegible] 1896. — [illegible] Flora [illegible] of Wallis [illegible] 1897 [illegible]

[illegible] M. R. A., 1973. — The [illegible] of [illegible]

[illegible] H. S., 1986. — The [illegible] of [illegible]

[illegible] H., 1983. — [illegible] Flora Malesiana, ser. 1, vol. [illegible]

Smith, A. C., 1979. — Flora vitiensis nova 1. Pacific Tropical Garden, Hawaii.

Smith, A. C., 1981. — Flora vitiensis nova 2. Pacific Tropical Garden, Hawaii.

[illegible] C., 1973. — [illegible] Flora Malesiana, ser. 1, vol. [illegible]

[illegible] P. [illegible], 1980. — A Revision of the Old World [illegible]

[illegible] 1980. — Flore [illegible] de Wallis [illegible]

[illegible] Nouméa, [illegible]

[illegible], 1982. — [illegible] Flore de la Nouvelle-Calédonie [illegible]

Whistler, [illegible] 1984. — [illegible] Flora of [illegible]

Whistler, A., 1980. — The Vegetation of Eastern Samoa. [illegible]

Whistler, A., 1983. — Vegetation and Flora of the [illegible] Islands, [illegible] 27 (1): 27-[illegible].

Yuncker, T. G., 1959. — Plants of Tonga. Bernice P. Bishop Museum Bull. 220: 1-283.

ANNEXE I

LISTE DES ESPÈCES ET ÉCHANTILLONS COLLECTÉS AINSI QUE LEUR BIOTOPE

Abréviations utilisées pour certains collecteurs :

B : BURROWS
Gr : GRAEFFE
H : HOFF
HO : HOME
K : KIRCH
L : LÉTOCART (*in* MACKEE)
M : MORAT
MK : MACKEE
S : SIORAT
T : TOUTAIN
V : VEILLON
Y : YEN

Les espèces introduites sont précédées d'un astérisque.

Abréviations utilisées pour certains biotopes :

psammophile = groupement psammophile
forêt lit. = forêt littorale
fourré lit. = fourré littoral
pelouse lit. = pelouse littorale
forêt d'alt. = forêt d'altitude
marécage = végétation marécageuse
forêt II = forêt secondaire
végétation II = végétation secondaire
lis. forest. = lisière de forêt

	WALLIS			FUTUNA			ALOFI		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
MONOCOTYLEDONES									
Agavacées									
Cordyline fruticosa (L.) Chev.	Mt. Afala	V 4913 Gr 53	forêt dense	Vilomalia Mt. Puke	H 3886 V 5058	forêt dense »		V 5086	forêt II
Amaryllidacées									
* *Zephyranthes rosea* Lindley				Nuku	H 4117	cultivé			
Aracées									
* *Caladium bicolor* (Ait.) Vent.					K 49	»			
* *Colocasia esculenta* (L.) Schott var. *antiquorum* (Schott) Hubb. & Rehd.				Singave	K 54	»			
* *Cyrtosperma chamissonis* (Schott) Merr.				»	K 11	»			
Epipremnum pinnatum (L.) Engl.	Hahake	V 4953, 4960	forêt dense	»	K 69	lis. forest.			
* *Xanthosoma atrovirens* C. Koch. & Bouché					K 2	cultivé			

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
Cannacées									
* *Canna indica* L.	Mua	H 4365	cultivé	Singave	K 57	cultivé			
Commélinacées									
Commelina cf. *diffusa* Burm. f.	Nukufotu	V 5207	psammophile						
	lac Kikila	M 7133	marécage						
Cypéracées									
Cyperus compressus L.	lac Kikila	M 7139	marécage	Vasa Vasa	V 5121	végétation II			
				Leavea	H 3942	adventice			
				Nuku	H 4017	marécage			
				Singave	MK 19876	adventice			
C. cyperinus (Retz.) Sur.				Toloke	H 4101	adventice			
C. cyperoides (L.) O. Kuntze	Nukulaelae	V 5191	psammophile						
C. javanicus Houtt.	Mata Utu	H 4332	marécage	Pte Pyramides	M 7269	pelouse litt.			
C. killingia Endl.	Utuleve	H 4362	forêt II	Leavea	H 3940	adventice			
C. odoratus L.				Nuku	H 4022	marécage			
				Tuatafa	V 5079	»			
* *C. rotundus* L.	lac Kikila	H 4329	marécage						
C. seemannianus Boeck				Tuatafa	H 3951	adventice		MK 19820	forêt dense
				Mt. Puke	M 7204	lis. forest.			
				Pte Pyramides	M 7268	psammophile			
C. sumatrensis Retz.	Utuleve	H 4361	forêt II	Pointe Vélé	V 5025	jachère			
Eleocharis dulcis (Burm.) Trin. ex Hensch.	lac Kikila	M 7054	marécage						
	»	H 4326	»						
	»	T 3724	»						
E. geniculata (L.) R. & S.				Nuku	H 4019	marécage			
				»	K 109	»			
E. ochrostachys Steud.				Leavea	H 3939	adventice			
				Nuku	H 4020	marécage			
				Mt. Puke	M 7250	»			
				Singave	K 110	jachère			
E. retroflexa (Poir.) Urb.	lac Lano	H 4373	marécage						
	lac Kikila	M 7143	»						
	»	T 3765	»						
E. sp.		Gr 15							
Fimbristylis annua (All.) R. & S.				Vasavasa	T 3924	toafa			
F. autumnalis (L.) R. & S. subsp. *tainanensis* (Ohwi) Koyama	Fikavi	H 3999	adventice						

var. *complanata* (Retz.) Kuek.				Mt. Puke	H 4093	toafa			
F. cymosa R. Br.	Nukulaelae	V 5187	pelouse litt.	Pte Pyramides	M 7261	pelouse litt.			
	Mata Utu	H 3729	bord de piste	Matapu	H 3957,	»			
				»	3958	»			
Fimbristylis dichotoma (L.) Vahl	lac Kikila	M 7137	marécage	Vasavasa	H 3930	toafa			
	Mt. Lulu	H 4248	bord de piste						
	»	V 4942	»						
	Fikavi	H 4000	adventice						
	Hihifo	T 3760	»						
	lac Lano	H 4371	marécage						
F. littoralis Gaud.	îlot Faioa	V 4979	»						
F. ovata (Burm. f.) Kern.	Mt. Lulu	V 4937	toafa						
	Nukulaelae	V 5186	pelouse litt.						
	Mt. Lulu	M 7085	forêt dense						
	Hihifo	T 3725	adventice						
F. tomentosa Vahl	lac Lanumaha	H 4310	marécage						
Gahnia aspera (R. Br.) Sprengel				Vasavasa	H 3933	toafa			
Kyllinga brevifolia Rottb.	lac Lanumaha	H 4313	marécage						
	Mata Utu	M 7216	bord de piste						
	Malaetoli	T 3757	marécage						
K. nemoralis (Forst.) Dandy ex Hutch.				Singave	MK 19878	marécage			
Rhynchospora corymbosa (L.) Britt.	Vailala	H 4377	adventice						
Scirpodendron ghaeri (Gaertn.) Merr.				Mt. Puke	V 5084	forêt dense			
				»	M 7259	»			
Schoenus curvulus F. Muell.		T 3740							
Scleria lithosperma (L.) Swartz	Mt. Afala	V 4925	forêt dense	Taoa	H 3814	toafa			
	lac Lanumaha	V 5165	»	Vilomalia	H 3891a	jachère			
	Mt. Lulu	M 7103	lis. forest.						
	»	H 4344	»						
	Pukega	HO s.n.	forêt lit.						
S. purpurascens Steudel	Mt. Lulu	M 7095	forêt dense	Vilomalia	H 3892	»	Kolofau	V 5128	forêt dense
	Mt. Afala	V 4929	»	Mt. Puke	V 5056	marécage			
	Pte Matalaa	T 3785	adventice	»	M 7251	»			
	Mt. Afala	S 2	»	»	MK 19840	forêt dense			
	Mt. Lulu	T 3739	forêt dense	Vainifao	Y X70	marécage			

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
Dioscoréacées									
Dioscorea alata L.					K 124	végétation II			
D. bulbifera L.	Hihifo	H 4385	végétation II	Tuatafa	H 3954	»			
				Nuku	H 4127	»			
				Leava	Y 446	forêt II			
* *D. esculenta* (Lour.) Burkill				Singave	K 5, 17, 18	cultivé			
* *D. nummularia* Lam.				Nuku	Y 445	»			
* *D. pentaphylla* L.				Mt. Fatuku	Y X69	»			
Flagellariacées									
Flagellaria sp.							Kolofau	V 5144	forêt dense
Graminées									
* *Arundo donax* L.	Mt. Lulu	V 4946	toafa						
* *Axonopus affinis* A. Chase	Matalaa	T 3948	végétation II						
	»	M 7068	»						
	Hihifo	T 3726	»						
* *A. compressus* (Swartz) Beauvois	Liku	T 3716 bis	»						
	Mt. Lulu	M 7275	bord de piste						
* *Bambusa vulgaris* Schrad. ex Wendl.				Singave	K 52	forêt II			
Bothriochloa bladhii (Retz.) S. T. Blake	Hihifo	T 3733	végétation II						
B. pertusa (L.) A. Camus	Mt. Lulu	M 7087	»						
	Lano	T 3940	bord de piste						
* *Brachiaria mutica* (Forsskaal) Stapf	lac Kikila	M 7144	marécage						
* *B. reptans* (L.) Gard. & Hubbard	Hakaaka	T 3990	jachère						
	Lanutavake	M 7148	végétation II						
	Hihifo	T 3781	adventice						
* *B. subquadripara* (Trin.) Hitchcock	Liku	T 3718 bis	»						
	Tepa	V 4889	bord de piste						
	Faioa	V 5011	psammophile						
	Nukulaelae	V 5193	»						
	Mt. Lulu	M 7273	bord de piste						
* *Cenchrus ciliaris* L.	Matalaa	T 3954	cultivé						
* *C. echinatus* L.	Mata Utu	H 3718	adventice	Pte Est	M 7170	psammophile			
	Nukueta	M 7111	psammophile	Pte des Sables	H 4006	»			

	Faioa	V 5010	»					
	Apaogo	T 3947	adventice					
	Akaaka	T s.n.	»					
Centosteca lappacea (L.) Desvaux	Afala	V 4935	forêt dense	Vilomalia	H 3918	forêt dense	H 4214	forêt dense
							M 7229	»
	Malaetoli	T 3756	adventice	Pte Vélé	V 5017	»	MK 19799	»
				Mt. Puke	M 7194	»		
* *Chloris inflata* Link				Pte Vélé	M 7167	végétation II		
	Mata Utu	H 3734	psammophile	Matapu	H 3961	pelouse lit.		
	Lanutavake	H 4321	bord de piste					
	»	M 7146	»					
* *Chrysopogon aciculatus* (Retz.) Trin.	Mata Utu	H 3717	adventice	Vilomalia	H 3878	bord de piste		
	Gahi	M 7059	jachère	Pte des Sables	H 4008	psammophile		
	Liku	T 3715 bis	adventice	Pte Est	M 7159	bord de piste		
		HO s.n.		Singave	MK 19887	adventice		
* *Cymbopogon citratus* (DC.) Stapf	Mata Utu	V 5220	cultivé					
C. sp.		Gr 16						
* *Cynodon dactylon* (L.) Persoon	Hihifo	T 3761	végétation II					
	lac Lano	H 4368	»					
Cyrtococcum oxyphyllum (Hochst. ex Steud.) Stapf	Mt. Holo	H 3790	bord de piste	Taoa	H 3819	bord de piste		
	Mt. Lulu	M 7107	forêt dense	Mt. Puke	M 7196	forêt dense		
C. trigonum (Retz.) A. Camus	Mt. Lulu	H 4259	»					
	»	M 7085	»					
	Lanumaha	H 4306	marécage					
	Tepa	V 4886	bord de piste					
	Utuleve	MK 19910	forêt II					
	Mt. Afala	V 4918	forêt dense					
	lac Kikila	M 7042	végétation II					
	Liku	T 3720	»					
		T 3753	toafa					
		T 3774	forêt dense					
* *Dactyloctenium aegyptium* (L.) Willd.	Mua	T 3788	bord de piste	Matapu	H 3959	pelouse lit.		
* *D. australe* Steud.	Lanutavake	V 4891	végétation II					
Digitaria ciliaris (Retz.) Koeler	Mata Utu	H 3714	adventice					
	Vailala	H 4378	»					
	Faioa	V 5013	psammophile					
	Nukulaelae	V 5194	»					
	Nukufotu	V 5221	»					
	Nukueta	M 7112	»					
	lac Kikila	M 7138	marécage					

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
	Hakaaka	T 3738	bord de piste						
D. longiflora (Retz.) Pers.	Hihifo	T 3729	végétation II						
	Tepa	V 4885	bord de piste						
	Mata Utu	M 7080	»						
	Mt. Lulu	M 7106	lis. forest.						
	Nukulaelae	V 5192	psammophile						
		T 3744	toafa						
	lac Lano	T 3766	marécage						
D. radicosa (Presl) Miq.	Nukufotu	V 5204	pelouse lit.	Côte Sud	M 7209	fourré lit.			
				Vasavasa	H 3852	adventice			
Digitaria setigera Roth ex R. & S.	Mt. Holo	H 4283	jachère	Taoa	H 3821	bord de piste			
	Lanutavake	H 4322	bord de piste	Mt. Puke	M 7197	adventice			
	Hihifo	T 3778	adventice	Pte Pyrami-des	M 7262	pelouse lit.			
				Vainifao	Y X72				
D. violascens Link	Hihifo	T 3724	végétation II						
		T 3747	toafa						
	Pte Matalaa	T 3787							
* *Echinochloa colona* (L.) Link	Mata Utu	H 3740	adventice	Vasavasa	H 3857	adventice			
	Mt. Lulu	H 4277	»	Pte Vélé	V 5019	végétation II			
	Tepa	V 4884	bord de piste	Côte Sud	M 7210	fourré lit.			
	lac Kikila	M 7140	marécage	Pte Pyrami-des	M 7260	psammophile			
	Malaetoli	T 3758	adventice	Singave	K 114	jachère			
* *Eleusine indica* (L.) Gaertner	Mata Utu	H 3735	psammophile	Vasavasa	H 3858	»			
	Faioa	V 5012	»	Pte des Sables	H 4009	»			
	Gahi	M 7056	jachère	Pte Est	M 7158	bord de piste			
	Aka aka	T 3737	bord de piste	Vainifao	Y X71				
Eragrostis scabriflora Swallen	Hihifo	H 4339	adventice						
	Lanutavake	V 4893	végétation II						
	»	M 7148 bis	»						
	Mua	T 3772	»						
E. tenella (L.) Beauvois	Liku	T 3717 bis	adventice	Côte Sud	M 7212	fourré lit.	Mua	MK 19761	bord de mer
	Mata Utu	H 3726,	bord de piste	Vasavasa	H 3860	psammophile			
	»	3741	»						
	»	H 3734	psammophile	»	V 5120	bord de piste			
	Mt. Lulu	M 7274	bord de piste	Pte Est	M 7161	bord de piste			

* *Heteropogon contortus* (L.) Beauv. ex R. & S.		T 3754	toafa						
Imperata cylindrica Beauvois	Olaliki	T 3943	»	Taoa	H 3813	toafa			
Ischaemum indicum (Houttuyn) Merrill	Gahi	M 7055	»						
	Lano	T 3770	végétation II						
I. cf. *byrone* (Trin.) Hitchcock				Mt. Puke	V 5071	toafa			
Lepturus repens (Forst.) R. Brown	Nukuhione	H 3763	psammophile	Vaikelekele	H 4038	fourré lit.	Mua	MK 19825	
	Lanutavake	V 4892	végétation II	Pte Est	M 7177	psammophile			
	Faioa	V 5014	psammophile						
	Nukulaelae	V 5189	»						
	Nukueta	M 7110	»						
Miscanthus floridulus (Labill.) Warburg	Mt. Lulu	T 3745							
	Nukufotu	V 5208	pelouse lit.						
Oplismenus hirtellus (L.) Beauvois	»	V 5205	»	Mt. Puke	M 7195, 7246	forêt dense			
O. hirtellus var. *imbecillis* (R. Br.) Fosb. & Sachet	Nukueta	M 7129	forêt dense	»	V 5060	»			
O. sp.	Lanumaha	V 5148	»						
Paspalum cartilagineum Presl	Mt. Lulu	T 3741							
* *P. conjugatum* Bergius	Mata Utu	H 3719	adventice	Vasavasa	H 3833	bord de piste	Côte Nord	V 5111	forêt lit.
	Mt. Lulu	H 4278	»						
	Tepa	V 4890	bord de piste						
	lac Kikila	M 7141	marécage						
	Liku	T 3714 bis							
P. orbiculare Forst.	Lanumaha	H 4314	marécage	Vilomalia	H 3879,	bord de piste	Mua	MK 19829	
				»	3891 bis	»			
	Tepa	V 4887	bord de piste		Y X39				
	»	V 4888	»						
	lac Kikila	M 7050	marécage						
	Hihifo	T 3732	végétation II						
* *P. paniculatum* L.	Mata Utu	H 3720	adventice	Pte Est	M 7168	végétation II			
	Mt. Lulu	H 4249							
	»	H 4943	toafa						
	lac Lalolalo	M 7073	lis. forest.						
	Hihifo	T 3727	végétation II						
* *P. plicatulum* Michaux	Matalaa	T 3949	cultivé						
P. vaginatum Swartz	Utuleve	H 4355	psammophile						
	»	T 3998	»						
* *Pennisetum purpureum* Schumach.		Gaillet s.n.	cultivé						
* *Rhynchelytrum repens* (Willd.) C. E. Hubb.	Utuloa	H 4294	toafa						
	Mt. Lulu	T 3749	végétation II						
* *Sorghum halepense* (L.) Pers.	Mata Utu	H 3779	bord de piste						

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
	Tepa	V 4895	bord de piste						
	Gahi	M 7057	»						
		T 3736	»						
Sporobolus fertilis (Steud.)	Mata Utu	H 3732	psammophile	Vasavasa	H 3859	psammophile			
Clayton	Nukulaelae	V 5190	»	Pte Est	M 7156	lis. forest.			
	Liku	T 3719 bis		Leava	T 3993	adventice			
S. jacquemontii Kunth	Mt. Lulu	M 7104	lis. forest.						
Stenotaphrum micranthum	Nukuhione	H 3764	psammophile						
(Desv.) C. E. Hubb.	Faioa	V 5006	»						
	Nukuloa	V 5183	»	Pte Est	M 7166	psammophile			
Thuarea involuta	Nukuhione	H 3759	»	Singave	MK 19890	bord de mer			
(Forst.) R. & S.	Nukueta	M 7113	»	»	M 7171	»			
* *Vetiveria zizanioides* (L.)	Vailala	H 4384	cultivé	Nuku	H 3975	cultivé			
Nash	lac Kikila	M 7145	marécage	Pte Est	M 7162	»			
	Pte Matalaa	T 3786							
Orchidées									
Acanthephippium vitiense				Mt. Puke	H 4173, 4174	forêt d'alt.			
L. O. Williams				»	H 4175	»			
				»	V 5082	»			
				»	M 7180, 7258	»			
Appendicula bracteosa									
Reichenb.				»	H 4163	»			
A. reflexa Blume			»	»	H 4079	»			
				»	V 5041	»			
Bulbophyllum longiscapum	Mt. Lulu	H 4270	forêt dense	»	H 4084	»			
Rolfe	»	M 7090	»	»	V 5081	»			
	Utuloa	V 4977	forêt lit.						
		L 33890,							
		34650							
		L 35161							
B. polypodioides Schltr.				Mt. Puke	V 5044	forêt d'alt.			
Calanthe hololeuca									
Reichenb. f.				»	M 7201, 7255	»			
C. triplicata (Willemet) Ames				Tuatafa	H 4158	forêt dense	Kolofau	H 4204, 4222	forêt d'alt.
				Mt. Puke	M 7198	»		V 5092	forêt dense
								M 7230	»
C. vaupeliana Kraenzl.				»	B s.n.	»			
				»	MK 19845	»			
C. sp.				»	V 5052	forêt d'alt.			
				»	V 5067	forêt dense			

Cynorkis fastigiata Thouars				Mt. Puke	M 7178	forêt d'alt.			
Dendrobium biflorum (Forst.) Swartz				»	H 4077	»			
D. macranthum A. Rich.	Mt. Afala	V 4930	forêt dense						
D. aff. *morrisonii* Schltr.		L 33897						V 5114	forêt dense
		L 33898							
		L 33899							
		L 33900							
		L 34652							
		L 34653							
D. pedilonum Kraenzl.				Vasavasa	H 3937	forêt dense			
				Tuatafa	H 4157	»			
D. sp.								Y 23	forêt dense
Didymoplexis minor Smith	Mt. Lulu	M 7109	forêt dense					M 7227	»
	Nukueta	M 7130	»						
Erythrodes oxyglossa Schltr.				Mt. Puke	V 5061	forêt dense			
Habenaria sp.				»	V 5063	»			
Liparis layardii F. Mueller							Kolofau	V 5125	forêt dense
L. sp.	Utuloa	V 4965	forêt lit.						
Malaxis resupinata (Forst.) Kuntze								H 4149, 4219	forêt dense
								MK 19800	»
Moerenhoutia grandiflora (Schltr.) Schltr.				Mt. Puke	M 7183	forêt dense			
Nervilia aragoana Gaudich.								MK 19808	forêt dense
Oberonia equitans (Forst.) Mutel	Mt. Lulu	M 7087 bis	forêt dense	Mt. Puke	H 4053	forêt d'alt.		V 5108	»
Peristylus minimiflorus (Schltr.) Hallé				»	H 4194	»			
Phajus aff. *neocaledonicus* Rendle								V 5145	forêt d'alt.
P. tancarvilleae (Banks ex L'Hérit.) Blume	»	H 3796	toafa						
P. sp.	Mt. Afala	V 4920	forêt dense						
Pseuderia ramosa L. O. Williams				Taoa	H 4045	forêt d'alt.			
				Mt. Puke	H 4166	»			
				»	V 5080	»			
				»	M 7202, 7247	forêt dense			
				»	MK 19853	»			
Rhynchophreatia micrantha (A. Rich.) Hallé	Mt. Lulu	L 33893		»	H 4076, 4059	forêt d'alt.			
	»	H 4271	forêt dense	»	MK 19854	»			
	»	M 7083	»						
Spathoglottis pacifica Reichenb.		Gr s.n.			B s.n.	toafa			
	»	H 3798	toafa	Vilomalia	H 3913	végétation II			
	Utuloa	H 4297	»		Y X40	»			
	Mt. Lulu	V 4944	»	Mt. Puke	V 5072	toafa			
	»	T 3746	»						
	Gahi	M 7060	jachère	Singave	MK 19834	jachère			

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
	lac Lanutavake	MK 19897	toafa	»	MK 19857	végétation II			
Taeniophyllum fasciola (Forst.) Reichenb. f.	Mt. Lulu	H 4279	forêt dense						
	»	M 7084	»						
	Mt. Afala	V 4978	»						
	Mt. Lulu	M 7100, 7272	»						
		L 33891							
Zeuxine vieillardii (Reichenb.) Schltr.								M 7239	forêt dense
Palmiers									
* *Metroxylon vitiense* (H. Wendl.) Hook. f.				Sausau	MK 19883	cultivé			
Pandanacées									
Freycinetia impavida (Hombr.) Stone				Mt. Puke	V 5059, 5083	forêt d'alt.		M 7253	forêt dense
F. storcki Seem.				Mt. Kelekele	Y X65				
Pandanus tectorius Solander	Hihifo	H 4391	toafa						
	lac Lanumaha	V 5162	»						
P. whitmeeanus Martelli					Y 3	cultivé			
Taccacées									
Tacca leontopetaloides (L.) Kuntze	Nukuhione	H 3755	forêt II	Taoa	H 3822	jachère		H 4221	végétation II
	Lalolalo	V 4947	forêt dense						
	lac Kikila	M 7048	végétation II						
Triuridacées									
Sciaphila aneitensis Hemsley				Mt. Puke	H 4179	forêt d'alt.		H 4147	forêt dense
				»	V 5040	»		V 5124	»
				Pte Vélé	M 7222	forêt dense	Kolofau	V 5126	forêt d'alt.
								M 7228	forêt dense
Zingibéracées									
* *Hedychium coronarium* Koen.				Vaisei	Y X63				
* *Zingiber zerumbet* (L.) Roscoe ex Smith	Mt. Lulu	H 4247	cultivé	Mt. Puke	H 4051	toafa			
				Nuku	Y 449				

DICOTYLEDONES									
Acanthacées									
* *Hemigraphis alternata* (Burm. f.) T. Anders	Mata Utu	MK 19920	cultivé						
* *Ruellia prostrata* Poiret	Liku	T 3721	adventice	Vasavasa	H 4193	adventice			
	Malaetoli	V 5169	bord de piste						
	Nukufotu	V 5210	pelouse lit.						
	Mata Utu	H 3739	adventice						
	»	MK 19919	»						
	lac Kikila	M 7044	végétation II						
* *Thumbergia laurifolia* Lindley				Vasavasa	H 3980	cultivé			
Aizoacées									
Sesuvium portulacastrum L.								M 7242	pelouse lit.
Amaranthacées									
Achyranthes aspera L.								MK 19821	bord de piste
Alternanthera sessilis (L.) DC.	lac Lanumaha	H 4309	marécage	Leavea	H 3941	adventice			
	lac Kikila	M 7053	»	Nuku	H 4021	marécage			
				Singave	K 70	adventice			
* *Celosia argentea* L.					Y X36	»			
Anacardiacées									
* *Anacardium occidentale* L.	Mt. Lulu	H 3712	cultivé						
Rhus taitensis Guillemin	Afala	V 4933	forêt dense	Peka	H 4105	forêt dense			
	lac Lanumaha	V 5157	»						
		B W6							
* *Spondias cytherea* Sonnerat				Nuku	H 4118	cultivé			
				Sausau	MK 19764	»			
				Lotuma	Y 425	»			
Annonacées									
* *Annona sp.*	lac Lano	H 4375	cultivé						
		S 38	»						
* *Cananga odorata* (Lam.) Hook. f. & Thoms.		B W18		Vaisei	H 4124	végétation II			
		Gr 22		Sausau	MK 19762				
				Vasavasa	Y X76				
					B 12				
Apocynacées									
Alyxia bracteolosa A. Gray		Gr 35		Mt. Puke	M 7203	forêt dense		H 4203	forêt dense
				Singave	K 93	végétation II			
					Y X46	»			
A. stellata (Forst.) R. & S.		B W25		Nuku	H 4023	»			
	Utuleve	S 14							

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
	Mt. Lulu	H 3799	toafa						
	Lanutavake	V 4906	végétation II						
	»	MK 19901	»						
	Afala	V 4934	forêt dense						
	lac Lalolalo	M 7070	forêt II						
Cerbera manghas L.	Mata Utu	H 3744	végétation II	Tuatafa	H 3952	végétation II			
	Mt. Lulu	M 7064	»						
	Nukueta	M 7125	forêt lit.						
Neisosperma oppositifolia	Nukuhione	H 3753	»						
(Lam.) Fosb. & Sachet	Faioa	V 4981	»	Pte Vélé	M 7225	forêt dense			
	Nukuifala	MK 19923	»						
		B W11	»						
* *Plumeria rubra* L.					Y X68	cultivé			
Araliacées									
Meryta sp.								V 5101	forêt dense
							Kolofau	H 4217	forêt d'alt.
Polyscias filicifolia (C. Moore ex Fourn.) L. H. Bailey				Nuku	H 4128	cultivé			
P. guilfoylei (Bull) L. H. Bailey, var. *laciniata* (Hort.) L. H. Bailey				Mt. Vaisei	Y X62				
P. multijuga (A. Gray) Harms	lac Lanu-maha	V 5161	forêt dense	Tavai	MK 19792	forêt lit.		Y X11	
				Alo	MK 19874	»		MK 19792	forêt dense
				Leava	Y 452	»			
Asclépiadacées									
* *Asclepias curassavica* L.	Mt. Holo	H 3788	bord de piste						
	lac Lanu-maha	V 5167	»						
	lac Kikila	M 7136	végétation II						
Gymnema subnudum A. Gray				Alo	MK 19871	fourré lit.			
Hoya australis R. Brown	Mt. Afala	V 4915	forêt dense	Pte Vélé	M 7220	forêt dense			
	Utuleve	MK 19908		Leava	Y 433				
Balanophoracées									
Balanophora fungosa Forst.								V 5107	forêt dense
Bischofiacées									
Bischofia javanica Blume				Tuatafa	H 4192	végétation II			

				Vilomalia	Y 420	forêt dense		
					B 10	»		
Bixacées								
* *Bixa orellana* L.					B 8	lis. forest.		
Boraginacées								
Argusia argentea (L.f.) Heine	Nukuhione	H 3754	psammophile	Vasavasa	Y X9	forêt lit.		
	Faioa	V 4989	»					
	Nukuloa	V 5185	fourré lit.					
Cordia subcordata Lam.	Lukuhione	H 3757	forêt lit.					
	Faioa	V 4991	»					
	Malaetoli	V 5173	»					
	Nukufotu	V 5215	»					
	Nukueta	M 7117	»					
	Nukuifala	MK 19924	»					
Cordia sp.							V 5127	forêt dense
Burséracées								
Canarium harveyi Seemann				Tuatafa	H 4154	forêt dense		
C. vanikoroense Leenhouts				Mt. Puke	M 7244	»		
Casuarinacées								
Casuarina equisetifolia L.	Mt. Lulu	H 4288	cultivé	Vasavasa	H 3929	cultivé		
	Mata Utu	M 7079	»	Singave	MK 19830	toafa		
		Gr 52						
Chrysobalanacées								
Parinari glaberrima Hassk.		Gr 19		Vaisei	MK 19778			
		B W23	lis. forest.					
P. insularum A. Gray	Mata Utu	H 4388	végétation II					
	Mt. Afala	V 4923	forêt dense					
	Mt. Lulu	M 7093	»					
		B W24						
Combrétacées								
Terminalia catappa L.	lac Lalolalo	MK 19903	forêt dense	Tuatafa	H 4189	cultivé		
		B W29			Y 421	forêt dense		
T. littoralis Seemann	lac Lalolalo	M 7069	forêt II	Poi	H 4013	forêt lit.		
	Nukueta	M 7121	forêt lit.					
T. samoensis Rechinger	Nukuhione	H 3767	»					
	Faioa	V 4992	»					
Composées								
* *Ageratum conyzoides* L.	Mata Utu	H 4304	adventice	Vasavasa	H 3840	bord de piste		
* *Bidens pilosa* L.	»	H 3778	bord de piste					
	lac Kikila	M 7043	végétation II					
Blumea milnei Seemann				Mt. Puke	M 7085	forêt dense		
* *Cosmos sulfureus* Cavanilles	Mt. Holo	H 3789	bord de piste					

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
	Tepa	V 4909	bord de piste						
	»	T 3777	»						
	»	M 7149 bis	»						
* *Crassocephalum crepidioides* (Benth.) Moore				Vilomalia	H 3923	adventice		MK 19758	adventice
* *Eclipta prostrata* (L.) L.				Toloke	H 4116	adventice			
* *Elephantopus mollis* H.B.K.	Mt. Lulu	H 4266	toafa	Vilomalia	H 3922	»			
	lac Lalolalo	V 4948	bord de piste	Singave	MK 19832	»			
* *Emilia sonchifolia* (L.) DC.	Mt. Holo	H 3787	»	Toloke	H 4099	»			
				Mt. Puke	M 7200	lis. forest.			
* *Eleutheranthera ruderalis* (Sw.) Sch. Bip.	Mata Utu	H 3723	adventice						
	lac Kikila	M 7041 bis	végétation II	Pte Vélé	V 5027	végétation II			
* *Mikania micrantha* H.B.K. (*M. scandens* Willd. s.l.)	lac Lanu-maha	V 5168	bord de piste						
	lac Lalolalo	M 7071	forêt II						
* *Sonchus oleraceus* L.	»	M 7074	adventice	Pte Vélé	V 5023	jachère			
* *Synedrella nodiflora* (L.) Gaertn.	Nukufotu	V 5211	fourré lit.	Nuku	K 73	végétation II			
	lac Kikila	M 7041	adventice						
	Mata Utu	H 3731	»						
	»	T 3734	»						
	»	V 4956	bord de piste						
	Mt. Lulu	V 4940	végétation II						
* *Tridax procumbens* L.				Taoa	H 4235	adventice			
* *Vernonia cinerea* (L.) Lessing	Mata Utu	H 3716	adventice	Pte Vélé	V 5024	jachère			
	Nukulaelae	V 5195	pelouse lit.						
Wollastonia biflora (L.) DC.	Faioa	V 4993	»		Y 434				
				Matapu	H 3955	pelouse lit.			
				Pte Vélé	H 5026	végétation II			
				Mt. Puke	M 7245	lis. forest.			
				Pte Pyrami-des	M 7263	pelouse lit.			
Connaracées									
Santaloides samoense (Lauterb.) Schellenb.				Mt. Nuku	Y X53				
Convolvulacées									
* *Ipomoea aquatica* Forsskal		H 4325	marécage						
		M 7052	»						
I. fimbriosepala Choisy	lac Lanu-maha	H 4308	»	Mt. Puke	H 4065	toafa			

	lac Kikila	M 7135	marécage	Vasavasa	H 3932	toafa		
I. littoralis Blume	Mt. Lulu	H 4262	toafa	Vilomalia	H 3914	adventice		
	»	V 4941	»					
	»	M 7065	»					
* *I. hederifolia* L.				Pte Vélé	V 5033	végétation II		
I. macranta R. & S.	Nukueta	M 7123	psammophile					
Ipomoea pes-caprae (L.) R. Brown subsp. *brasiliensis* (L.) Ooststr.				Nuku	K 53	jachère		
* *I. quamoclit* L.				Singave	MK 19877	cultivé		
Merremia peltata (L.) Merrill	lac Lalolalo	M 7078	lis. forest.		B 7	lis. forest.		
				Vainifao	Y X73	»		
					K 88			
Crucifères								
Rorippa sarmentosa (Forster f. ex DC.) Macbride				Leava	Y 440	adventice	H 4212	adventice
							V 5104	»
							MK 19823	»
Cucurbitacées								
Luffa cylindrica (L.) Roem.				Mt. Puke	M 7179	forêt II		
				Nuku	K 160	»		
Ebénacées								
Diospyros elliptica (Forster f.) Green	Hihifo	H 4331	jachère	Taoa	H 4042	végétation II		
	Mt. Afala	V 4926, 4927	forêt dense					
	»	MK 19922	»					
D. major (Forster f.) Backhuisen	»	V 4922	»	Vaisei	MK 19773	cultivé		
		B W23		»	Y 454	cultivé		
				Toloke	H 4096			
D. samoensis A. Gray	Mt. Afala	V 4916, 4919	»	Somalama	H 3962	forêt dense	MK 19866	forêt dense
	»	MK 19921	»				MK 19807	»
	Tepa	V 4896	bord de piste				MK 19822	»
	lac Lanumaha	V 5163	»				Y X55	
	Nukueta	M 7124	forêt lit.					
	Pte Matalea	H 4244	»					
Eléocarpacées								
Elaeocarpus angustifolius Blume		B W8	forêt dense					
	Mt. Holo	H 3710	»				V 5112	forêt dense
	Pte Pukega	H 4349	»				MK 19798	»
	Tepa	M 7149	»					
	Utuleve	MK 19914	»					
E. tonganus Burkill				Vilomalia	H 3881	forêt dense		
				Mt. Puke	H 4068	forêt d'alt.	Y X16	forêt II
					Y X42	lis. forest.		
					Y X74	forêt dense		

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
Euphorbiacées									
Acalypha amentacea Roxb.	Hihifo	V 4959	bord de piste	Pte Vélé	V 5029	végétation II		Y X14, X15	forêt II
var. *grandis* (Benth.) Fosb.	Nukufotu	V 5214	fourré lit.	Pte Est	M 7172	psammophile			
	lac Lalolalo	M 7151	forêt II	Vasavasa	Y 404				
* *Aleurites moluccana* (L.)	Mata Utu	H 3746	végétation II	Vaisei	H 4125	végétation II		M 7231	jachère
Willd.				»	MK 19772	cultivé			
				Vasavasa	Y 424				
Antidesma sphaerocarpum	lac Lalolalo	V 4950, 4951	forêt dense					H 4231	forêt dense
Muell. Arg.	Pte Pukega	H 4345, 4347	»					V 5105	»
	Mt. Holo	H 4237	»					MK 19818	»
	Mt. Lulu	M 7096	»						
	»	H 4275	»						
* *Codiaeum variegatum* (L.)									
Blume				Singave	K 36	cultivé			
Euphorbia atoto Forst.	Faioa	V 5009	pelouse lit.	Matapu	H 3956	pelouse lit.			
				Pte Pyramides	M 7264	»			
				Singave	MK 19862	»			
E. hirta L.	Mata Utu	H 3721	adventice	Pte Est	M 7169	végétation II			
	lac Kikila	M 7040	végétation II						
Flueggea flexuosa Muell.	Mt. Lulu	H 4261	forêt dense		B 13	forêt lit.		MK 19811	forêt dense
Arg.		B W15		Sausau	MK 19763	»		V 5143	»
								H 4229	»
	lac Lanumaha	H 4342	forêt II	Leava	Y 451	»		MK 19784, 19789	»
									»
								Y X18	forêt lit.
Glochidion ramiflorum	Mt. Lulu	H 3806	toafa		B 5				
Forst.	Utuloa	H 4291, 4292	»	Vaisei	Y X57				
		B W2	forêt dense						
	Faioa	V 5005	fourré lit.						
Homalanthus nutans	Mt. Holo	H 3791, 4241	végétation II	Taoa	H 4043	végétation II			
(Forster) Pax	Côte Ouest	V 4961	bord de piste	Mt. Nuku	Y X56				
	lac Lalolalo	M 7068 bis	forêt II						
* *Jatropha curcas* L.				Mt. Nuku	Y X64				
Macaranga harveyana	Mt. Holo	H 3785, 3786	végétation II	Taoa	H 3818	végétation II		Y X13	forêt II
(Muell. Arg.) Muell. Arg.	lac Lalolalo	M 7077	forêt II	Pte Vélé	V 5020	»			
	Nukueta	M 7126	forêt lit.	Leava	Y X8				
		B W17							
* *Manihot esculenta* Crantz	Mt. Holo	H 4285	jachère						
	lac Lalolalo	V 4955	bord de piste						
* *Phyllanthus amarus*									
Schumann & Thonn.				Vasavasa	V 5119	bord de piste			

P. simplex Retzius	Mata Utu	MK 19915		Vilomalia	H 3864	jachère			
		Gr 18							
* *Ricinus communis* L.	Mt. Holo	H 4298	jachère						
Flacourtiacées									
Flacourtia rukam Zoll. & Moritzi ex Mor.				Vilomalia	H 3863, 3871	jachère		H 4224	végétation II
								V 5106	»
					Y X31	forêt dense		M 7232	fourré lit.
								MK 19816	forêt dense
Gesnériacées									
Cyrtandra futunae Kraenzl.				Vasavasa	Y X7	fourré lit.	Kolofau	H 4208	forêt d'alt.
							»	V 5100	»
				»	H 3894	»			
				»	M 7214	»			
				Mt. Puke	H 4165	forêt d'alt.			
				»	V 5073	»			
				»	M 7254	forêt dense			
				»	MK 19841	»			
				Vélé	MK 19748	fourré lit.			
					Gr 1506				
Goodéniacées									
Scaevola sericea Vahl		Gr 41, 45			Y X43	toafa			
	Nukuhione	H 3750	psammophile	Taoa	H 3810	»			
	Tepa	V 4900	végétation II	Pte Est	M 7174	psammophile			
	Mt. Lulu	S 8	»	Mt. Puke	V 5069	toafa			
					MK 19844	forêt II			
Guttifères									
Calophyllum inophyllum L.	Nukuhione	H 3756	forêt lit.	Vasavasa	H 3838	forêt lit.		Y X58	
		B W16	»		B 14				
		Gr 33							
C. neo-ebudicum Guillaumin					B 18				
				Mt. Puke	MK 19850	forêt dense		MK 19810	forêt dense
Hernandiacées									
Hernandia moerenhoutiana Guillemin							Kolofau	V 5135	forêt d'alt.
								B 17	»
H. nymphaeifolia (Presl) Kubitzki	Faioa	V 4996	forêt lit.		B 15				
	Utuleve	H 4354, 4356	»	Vasavasa	H 3849	forêt lit.			
				»	M 7211	»			
	Nukueta	M 7114	»						
		B W13							
Labiées									
* *Coleus amboinicus* Lour.				Nuku	Y X35	cultivé			

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
Leucas decemdentata (Willd.) J. Sm.				Vasavasa	H. 3826	bord de piste		MK 19804	forêt dense
* *Ocimum basilicum* L.				»	H 3835	végétation II			
				»	V 5118	»			
				Sausau	MK 19766	bord de piste			
				Vasavasa	Y 432	»			
Plectranthus scutellarioides (L.) R. Brown				Singave	K 45	cultivé		H 4195	jachère
Teucrium inflatum Sw.		Gr 26							
Lauracées									
Cassytha filiformis L.	Nukuhione	H 3766	végétation II		Y X47	toafa			
	Tepa	V 4910	toafa						
	lac Lanumaha	V 5152	»						
	Hihifo	T 3762	végétation II						
Lécythidacées									
Barringtonia asiatica (L.) Kurz	Faioa	V 4987	forêt lit.	Singave	H 3850	forêt lit.			
	Nukufotu	V 5219	»		B 1				
	Nukueta	M 7128							
		B W12							
		HO s.n.							
Légumineuses									
* *Abrus precatorius* L.	Nukufotu	V 5199	pelouse lit.	Kolia	H 4028	végétation II		H 4225	végétation II
		HO s.n.							
Acacia simplex (Sparrman) Pedley	Nukuifala	MK 19925	forêt lit.	Alo	MK 19870	forêt lit.			
Adenanthera pavonina L.	Tepa	S 22	végétation II						
* *Alysicarpus vaginalis* (L.) DC.	Mt. Lulu	M 7104 bis	lis. forest.						
		T 3755	toafa						
Canavalia maritima (Aublet) Thouars	Faioa	V 4995	fourré lit.	Singave	MK 19863	psammophile			
	Nukueta	M 7119	psammophile	Vasavasa	Y 402	»			
* *Caesalpinia pulcherrima* (L.) Sw.				Singave	K 58	cultivé			
* *Cassia mimosoides* L.	Mata Utu	H 3769	bord de piste						
	Utuloa	H 4290	toafa						
	Tepa	V 4898	bord de piste						
	Gahi	M 7058	»						
	Hihifo	T 3763	végétation II						
* *C. tora* L.				Vaikelekele	H 4039	bord de piste			
Dendrolobium umbellatum	Nukueta	M 7122	psammophile	Vasavasa	H 3844	»			

(L.) Benth.				Nuku	Y 437	»			
Derris trifoliata Lour.				Vaisei	Y 438	»			
* *Desmodium canum*	Hihifo	T 3781	adventice	Pte Est	M 7160	végétation II			
(Gmelin) Schintz & Thell.	Mata Utu	H 3724	»	Vilomalia	H 3869	jachère			
D. heterocarpum (L.) DC.		T 3748	toafa	Leavea	H 3943	adventice			
				Toloke	H 4098, 4111	»			
D. triflorum (L.) DC.	Mata Utu	H 3743	»						
	Mt. Lulu	V 4938	»						
	Hihifo	T 3723	végétation II						
	»	M 7276 bis	»						
Entada phaseoloides	lac Lanumaha	V 5151, 5160	forêt dense		B s.n.		Kolofau	V 5142	forêt d'alt.
(L.) Merr.	Nukueta	M 7132	forêt lit.						
* *Erythrina variegata* L.									
var. *orientalis* (L.) Merr.				Vilomalia	Y 422, B 3	forêt lit.			
* *Erythrina sp.*	Nukufotu	V 5213	fourré lit.						
* *Inocarpus edulis* Forst.		Gr 34							
	Mata Utu	H 3725	cultivé	Vasei	MK 19779	forêt lit.			
	»	B W22	»	Nuku	Y 447	»			
* *Leucaena leucocephala*	»	H 3774	végétation II						
(Lam.) de Wit	Hihifo	T 3764	végétation II						
	»	M 7275 bis	»						
* *Mimosa pudica* L.	lac Kikila	M 7046	»	Vasavasa	H 3854	jachère			
Mucuna spp.	Tepa	S 32	»	Mt. Puke	M 7205	forêt dense			
* *Paraserianthes falcataria*									
(L.) Nielsen	Hihifo	H 4253, 4389	toafa						
* *Phaseolus lathyroides* L.	Mata Utu	T 3773, 3736	psammophile						
Pongamia pinnata (L.) Merr.				Alo	MK 19869	forêt lit.			
Pueraria lobata (Willd.) Ohwi		T 3775	forêt II	Lavalava	H 3992	végétation II			
				Asoa-Vele	K 22	»			
Sophora tomentosa L.		Gr 38							
Tephrosia purpurea (L.)									
Persoon	Mata Utu	H 3775	bord de piste						
Uraria lagopodioides (L.)									
Desvaux ex DC.		HO s.n.		Pte Est	M 7164	forêt lit.		MK 19757	forêt dense
Vigna marina (Burmann)	Hihifo	T 3779	adventice	Vasavasa	H 3837	fourré lit.			
Merr.				Pte Est	M 7155	lis. forest.			
					K 117	jachère			
V. spp.	Mata Utu	H 3733	psammophile						
	Faioa	H 4486	»						
	Nukueta	M 7120	»						
Loganiacées									
Fagraea berteriana A. Gray	Mt. Lulu	H 4265	toafa	Vilomalia	H 3884	bord de piste			
	Mt. Afala	V 4932	forêt dense	»	Y 419	forêt dense			
				Mt. Puke	M 7186	forêt d'alt.			
Geniostoma rupestre Forst.	Mt. Lulu	H 3802	toafa						
		Gr 42							

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
G. samoense Reinecke	lac Lanuta-vake	MK 19895 Gr 42		Vilomalia	Y 407	forêt dense		M 7240	forêt lit.
	»	V 4899	lis. forest.						
	Utuleve	M 7089	»						
	»	H 3801	»						
G. vitiense Gilg & Ben.	»	S 34	végétation II	»	H 3867	jachère			
Polypremum procumbens L.	lac Kikila	M 7142	marécage						
	lac Lano	H 4367	»						
Loranthacées									
Amylotheca insularum (A. Gray) Danser								MK 19759	forêt dense
Lythracées									
Pemphis acidula Forst.	Nukuhione	H 3758	psammophile	Matapu	H 3960	pelouse lit.			
Malvacées									
* *Abelmoschus moschatus* Medik.	Lanutavake	H 4323	bord de piste	Vasavasa	H 3981	toafa			
					H 3834	végétation II			
Hibiscus tiliaceus L.	Mt. Holo	H 3783	végétation II	Vasavasa	H 3988	végétation II			
	Vailala	H 4379	adventice	Singave	K 97	»			
	Faioa	V 4988	fourré lit.	Vilomalia	Y 413	»			
	lac Kikila	M 7038 Gr 47	végétation II						
* *Malvastrum coromandelianum* (L.) Garcke	Mata Utu	H 3730	bord de piste	Kolia	H 4030	»			
* *Malvaviscus arboreus* Cavanilles				Vaisei	H 4119	cultivé			
* *Sida rhombifolia* L.	Mt. Holo	H 3780	bord de piste	Vasavasa	V 5117	bord de piste		Y X24	forêt II
	lac Lalolalo	V 4957	»						
	Hihifo	T 3782 Gr 44	adventice						
	lac Kikila	M 7047	végétation II						
S. samoensis Rech.							Alofitai	H 4143	bord de piste
Thespesia populnea (L.) Solander ex Correa	Malaetoli	V 5174	fourré lit.	Poi	Y 406	fourré lit.			
	Nukufotu	V 5203	»						
	Nukueta	M 7127	forêt lit.						
* *Urena lobata* L.				Vasavasa	H 3846	végétation II			
				»	V 5116	»			
				»	Y 429	»			

Mélastomatacées									
* *Clidemia hirta* (L.) D. Don	Mt. Lulu	H 4260	forêt dense	Volomalia	H 3919	forêt dense			
	Mt. Holo	H 4286	jachère	Mt. Puke	H 4091	toafa			
	Mt. Lulu	M 7097	lis. forest.	»	V 5074	forêt d'alt.			
	Utuleve	S 17	»	»	M 7182	forêt II			
	Mata Utu	T 3739	adventice						
Medinilla racemosa St John				»	MK 19852	forêt d'alt.			
				Singave	K 129, 130	»			
M. samoensis (Hochr.) Christoph.				Taoa	H 4047	»	Kolofau	V 5136	forêt d'alt.
				Mt. Puke	M 7191	»			
					H 4071	»			
Melastoma denticulatum Labill.	Mt. Holo	M 4284	jachère	Taoa	H 3811	toafa			
	Mt. Lulu	H 3800	toafa		Y X33	forêt II			
	Tepa	V 4905	végétation II						
		Gr 51							
Méliacées									
Aglaia psilopetala A. C. Smith	Mt. Lulu	H 4257	forêt dense	Leava	Y 450	forêt lit.			
		B W19		Nuku	H 3823	»			
		B N24		Tuatafa	H 4156	forêt dense			
	Utuleve	MK 19906	forêt dense	Sausau	MK 19765	cultivé			
A. saltatorum A. C. Smith				Taoa	H 4040	végétation II			
				Vaisei	Y X60				
				»	MK 19776	cultivé			
A. sp.	lac Lalolalo	M 7150	forêt dense	Mt. Puke	V 5048	forêt dense			
Dysoxylum mollissimum Blume	Mt. Holo	H 4239	»	Taoa	H 4041	végétation II			
	lac Lanuta-vake	M 7147	»						
D. samoense A. Gray	Utuleve	B W20			B 11				
		MK 19912	forêt dense	Vilomalia	Y 408	forêt dense			
				Mt. Nuku	Y X51				
D. sp.	lac Lanu-hama	V 5159	forêt dense						
Ménispermacées									
Hypserpa sp.				Pte Vélé	M 7224	forêt dense			
Moracées									
Antiaris toxicaria Lesch. var. *macrophylla* (R. Br.) Corner		HO s.n.							
* *Artocarpus altilis* (Parkins. ex. Z.) Fosb.					Y 431	cultivé			
				Singave	K 62	»			
* *Broussonetia papyrifera* (L.) Vent.								MK 19819	cultivé
Ficus obliqua Forst.	Nukuloa	V 5180	forêt lit.						
F. prolixa Forst.					Y 439	forêt lit.	Alofitai	H 4232	forêt lit.
							»	V 5110	»

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
F. scabra Forst.	Mt. Lulu	S 12	forêt II						
	lac Lanu-maha	H 4343	forêt dense	Vasavasa	H 3907	fourré lit.			
	Nukueta	M 7131	forêt lit.						
F. storckii Seemann				Vilomalia	H 3877	forêt dense			
				Mt. Puke	V 5051	forêt d'alt.			
F. tinctoria Forst.	Mt. Lulu	H 4258	forêt dense	Vasavasa	H 3900	forêt lit.			
	Faioa	V 5004	forêt lit.	»	Y 442				
	Malaetoli	V 5170	»		B 23, s.n.				
	Nukuloa	V 5176	»	Vaisei	MK 19775	forêt lit.			
	Nukufotu	V 5201	»	Mt. Puke	M 7207	forêt dense			
		HO s.n.							
Myristicacées									
Myristica hypargyraea A. Gray				Mt. Puke	H 4049	forêt d'alt.		V 5113	forêt dense
								MK 19803	»
M. inutilis Rich. ex A. Gray				Vilomalia	H 3885	forêt dense		V 5089, 5090	»
				Mt. Puke	M 7181	forêt d'alt.		V 5091	»
								Y X22	»
				Vaisei	Y X52			MK 19867	»
Myrsinacées									
Maesa samoana Mez	Utuleve	H 4360	forêt dense	Pte Velé	V 5031	forêt dense	pentes Nord	V 5088	forêt dense
	Nukuloa	V 5184	forêt lit.	Côte Sud	M 7215	fourré lit.		Y X20	»
	lac Lanuta-vake	MK 19899	toafa	Vilomalia	Y 412				
Myrtacées									
Decaspermum fruticosum Forst.		B W9, Gr 24							
	Mt. Lulu	H 3797	toafa	Vilomalia	H 3872	jachère			
	Tepa	V 4903	végétation II	Mt. Puke	V 5068	toafa			
		V 4911	toafa		Y X2, X44	»			
	Mt. Lulu	M 7063	forêt II						
	lac Lanuta-vake	MK 19893	»						
* *Eugenia jambos* L.	lac Lano	H 4369	cultivé						
E. samoense Burkill	Nukuloa	V 5178	forêt lit.						
* *Psidium guajava* L.				Vasavasa	V 3989	végétation II			
				Lotuma	Y 427				
Syzygium clusiifolium (A. Gray) C. Mueller	Mt. Lulu	H 4272	forêt dense	Vilomalia	H 3866	jachère	Kolofau	H 4205	forêt d'alt.
	»	M 7099	»						

	lac Lanutavake	H 4327	»	Mt. Puke	M 7206	forêt dense			
	lac Lalolalo	Gr 30	»	Singave	MK 19861	forêt lit.			
	»	MK 19902	»						
					Y X34	forêt II			
S. corynocarpum (A. Gray) C. Mueller	Utuleve	S 31							
	lac Lanumaha	H 4315	jachère	Vaisei	MK 19769	cultivé			
		H s.n.		Leava	Y 435	lis. forest.			
S. dealatum (Burkill) A. C. Smith	Mt. Lulu	H 3711, 3804	toafa	Vilomalia	H 3882	forêt dense		MK 19791	forêt dense
	Tepa	V 4908	»	Utulimo	H 4112	»			
	lac Lanumaha	V 5149	forêt dense						
	Mata Utu	M 7081, 7082	forêt II						
	lac Lanutavake	MK 19894							
S. inophylloides (A. Gray) C. Mueller								MK 19812	forêt dense
								M 7233	»
* *S. malaccense* (L.) Merrill & Perry				Sausau	MK 19767	cultivé			
				Mt. Puke	H 4088	bord de piste			
				Lotuma	Y 428	cultivé			
S. neurocalyx (A. Gray) Christoph.				»	H 4069	forêt d'alt.			
				Vaisei	MK 19771	cultivé			
S. samarangense (Bl.) Merr. & Perry				Mt. Puke	V 5054	»			
S. spp.	Mt. Afala	V 4921	forêt dense	Kolopelu	V 5039	forêt lit.		MK 19813	forêt dense
Olacacées									
Anacolosa insularis Christoph.				Pte Velé	M 7219	forêt dense			
Oléacées									
* *Jasminum sp.*				Leavea	H 3944	cultivé			
Ombellifères									
Centella asiatica (L.) Urban	lac Lano	H 4372	marécage	Vilomalia	H 3883	bord de piste			
Onagracées									
Ludwigia octovalvis (Jacq.) Raven	Mata Utu	H 4302	»	Nuku	H 3971	adventice			
	lac Lanumaha	H 4307	»	»	K 115	»			
	lac Kikila	M 7051	»						
Passifloracées									
* *Passiflora foetida* L.	Mata Utu	H 3776	bord de piste	Taoa	H 3876	bord de piste			
	Mt. Afala	V 4912	végétation II	Pte Est	M 7163	végétation II			
	Nukufotu	V 5212	pelouse lit.						
	lac Lalolalo	M 7072	forêt II						
	Mt. Lulu	M 7101	lis. forest.						
* *P. maliformis* L.				Singave	K 74	cultivé			

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
Pipéracées									
Peperomia cf. *biformis* C. DC.				Mt. Puke	V 5075	forêt d'alt.			
P. futunaensis St John				Vasavasa	Y X30	fourré lit.			
P. cf. *futunaensis* St John				Vaikelekele	H 4036	»		H 4210, 4213	forêt dense
P. cf. *pallida* (Forster f.) A. Dietr.				Mt. Puke	H 4161	forêt d'alt.		V 5094	»
								H 4196	»
P. cf. *rechingeri* C. DC.								M 7236	»
P. tutuilana Yuncker								MK 19793	»
Piper aff. *caninum* Blume				Mt. Puke	H 4087	forêt dense		H 4223	»
				»	V 5045	»			
P. melanostachyum C. DC.				»	M 7190	»		V 5087	»
								MK 19801	»
* *P. methysticum* Forster f.							Pte Nord	V 5097	cultivé
								MK 19754	»
* *P. nigrum* L.	Mata Utu	MK 19917	cultivé						
Piper oxycarpum C. DC.				Vilomalia	H 3868	jachère			
P. puberulum (Benth.) Benth. ex Seem.		Gr 31						MK 19785	forêt dense
P. vaupelii Lauterb.				Vilomalia	Y 415, 416	forêt lit.			
				Tavai	MK 19781	»			
					MK 19782	»			
Pittosporacées									
Pittosporum arborescens Rich. ex A. Gray								MK 19783	forêt dense
Polygalacées									
* *Polygala paniculata* L.	Mata Utu	H 3713	adventice						
	lac Kikila	M 7049	végétation II					H 4234	forêt lit.
	Mt. Lulu	T 3742	toafa						
	Mata Utu	MK 19916	adventice						
Polygonacées									
* *Polygonum imberbe* Solander				Nuku	H 3974	adventice			
Portulacacées									
Portulaca australis Endl.	Nukuloa	V 5175	pelouse lit.	Pte Pyramides	H 7265	pelouse lit.			
				Fikavi	H 4001	»			
* *P. oleracea* L.	Nukulaelae	V 5188	pelouse lit.	Pte Velé	V 5120	»			

Rhamnacées								
Alphitonia zizyphoides	lac Lalolalo	MK 19904	forêt dense					
(Solander) A. Gray		S 1	forêt II		B 20	forêt II		
	lac Lanu-maha	H 4341	»					
	Mt. Lulu	M 7105	»					
		B W5						
Colubrina asiatica (L.)	Utuleve	H 4359	forêt lit.	Vasavasa	H 3905	fourré lit.	Y X25	forêt II
Brongn.	Faioa	V 4984	fourré lit.	Pte Est	M 7175	psammophile		
				Singave	MK 19882	fourré lit.		
				Vilomalia	Y 409	forêt II		
Rhizophoracées								
Bruguiera gymnorhiza (L.)		B W14						
Lam.	Faioa	V 4980	mangrove					
	Malaetoli	V 5171	»					
	»	M 7153	»					
Rhizophora samoensis	Fineveke	H 4242	mangrove					
(Hochr.) Salvoza	Malaetoli	V 5172	»					
	»	M 7152	»					
	Côte Est	M 7154	»					
Rubiacées								
Antirhea inconspicua								
(Seemann) Christoph.				Tuatafa	H 4182	jachère		
Bikkia tetrandra (L. f.)				Vasavasa	H 3902	fourré lit.		
A. Rich.				»	M 7213	»		
				Mt. Fatuka	Y X66		H 4145	bord de piste
Canthium merrillii (Setchell)								
Christoph.				Nuku	K 43	forêt dense		
Gardenia taitensis DC.	Mata Utu	H 3742	cultivé	Pte Velé	M 7208	forêt lit.		
	Nukulaelae	V 5196	pelouse lit.	»	M 7223	fourré lit.		
	Nukufotu	V 5218	»	Alo	MK 19868	»		
		Gr 28		Vilomalia	Y 411	»		
Geophila repens (L.)				Mt. Puke	H 4085	forêt d'alt.	V 5103	forêt dense
Johnston				»	M 7189	»	M 7234	»
				Nuku	Y 441		MK 19787	»
Guettarda speciosa L.	Nukuhione	H 3752	psammophile	Vasavasa	H 3901	forêt lit.		
	Faioa	V 4990	forêt lit.	»	Y X46	»		
	Nukufotu	V 5217	fourré lit.	Fikavi	H 4004	fourré lit.		
	Mt. Lulu	M 7092	forêt dense					
	Kolopopa	S 25	forêt lit.					
Hedyotis biflora (L.) Lam.				Velé	MK 19752	fourré lit.		
				Fikavi	H 4002	pelouse lit.		
				Vaikelekele	H 4037	fourré lit.		
				Côte Sud	M 7218	»		
				Pte Pyrami-des	M 7266	pelouse lit.		

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
Ixora calcicola A.C. Smith				Singave	MK 19859	forêt lit.			
				Tuatafa	H 4151	forêt dense			
Morinda citrifolia L.	Utuleve	S 30	fourré lit.	Pte Est	M 7157	forêt lit.			
	Nukuhione	H 3748	»	Vasavasa	H 3830	fourré lit.			
	Faioa	V 5001	»	Poi	Y 405	»			
	Nukufotu	V 5216	»						
	Pte Halalo	M 7061	forêt lit.						
M. umbellata L.				Vilomalia	H 3916	forêt dense			
var. *forsteri* (Seemann)									
Fosb.				Peka	H 1103	»			
Mussaenda raiateensis									
J. W. Moore	Utuloa	H 4287	toafa	Vasavasa	H 3926	toafa			
(*M. frondosa* L. s.l.)	Hihifo	H 4390	»	»	Y X1	lis. forest.			
	Mt. Lulu	M 7066	lis. forest.	Taoa	H 3807	toafa			
		Gr 21		Singave	MK 19831	»			
				Leava	Y 443	fourré lit.			
Neonauclea forsteri				Pte Velé	V 5036	forêt dense		MK 19809	forêt dense
(Seemann) Merrill				Vilomalia	Y 414				
Ophiorrhiza leptantha				Mt. Puke	H 4060	forêt d'alt.			
A. Gray				»	V 5043	forêt dense			
				»	M 7248	»			
				»	MK 19849	»			
O. rupestris Hemsley				Vilomalia	H 3870	forêt lit.			
				Vaikelekele	H 4035	»			
				Côte Sud	M 7217	»			
				Singave	MK 19879	»			
* *Pentas lanceolata* (Forsk.)									
Deflers	Mata Utu	H 3770	cultivé						
Psychotria insularum	Mt. Holo	H 3792	forêt dense		Y X32			MK 19806	forêt dense
A. Gray	Utuleve	MK 19909	forêt II	Velé	MK 19751	végétation II		MK 19817	»
	Tepa	S 27							
P. aff. *hombroniana* (Baill.)	Mt. Holo	H 4236	forêt dense						
Fosb.	Mt. Afala	H 4928	»	Vilomalia	H 3917	forêt dense			
P. leptothyrsa Miq.				Tuatafa	H 4160	»		H 4142	forêt dense
				Pte Velé	V 5016	»		M 7238	»
				»	M 7221	»			
				Mt. Puke	H 4057	forêt d'alt.			
P. spp.	Faioa	V 5000	forêt lit.	Vilomalia	H 3873	jachère			
	lac Lanu-maha	V 5155	forêt dense	Mt. Puke	H 4172	forêt dense	Kolofau	H 4206	forêt d'alt.
				»	M 7184	»			

	Mt. Lulu	M 7094	»	»	V 5057	marécage		H 4227	»
	Utuleve	H 4357	»						
Randia cochinchinensis	Mt. Lulu	H 4251, 4254	»	Vilomalia	H 3865	jachère		H 4141	forêt dense
(Lour.) Merrill	»	S 9	»	Pte Velé	V 5015	forêt dense		MK 19805	»
(*Aidia cochinchinensis* Lour.)	»	H 4255	»	Vilomalia	Y 410	»		Y X21	»
	»	M 7102	»						
	Tepa	V 4901	végétation II	Singave	MK 19891	forêt lit.			
	lac Lalolalo	V 4949, 4954	forêt dense						
	Faioa	V 5003	forêt lit.						
	Nukuloa	V 5181	»						
	Nukufotu	V 5202	»						
	lac Lalolalo	M 7075	forêt II						
		Gr 32							
	Utuleve	MK 19911	forêt II						
* *Spermacoce assurgens*	Mt. Lulu	V 4936	toafa	Pte Velé	V 5028	végétation II		H 4145	bord de piste
R. & P.		T 3743							
	Mata Utu	H 3715	adventice						
	lac Kikila	M 7045	végétation II						
	Faioa	V 5007	fourré lit.						
* *S. stricta* L.	lac Lanuta-vake	V 4894	toafa						
Tarenna sambucina	Côte Ouest	V 4963	forêt dense	Mt. Puke	M 7188	forêt dense		V 5137	forêt dense
(Forst.) Durand ex Drake				Vilomalia	Y 417	forêt dense		MK 19797	»
Rutacées									
Achronychia retusa A. Gray								Y X17	forêt II
								MK 19796	forêt dense
Citrus macroptera Montr.	lac Lanu-maha	V 5154	forêt dense						
* *C. sinensis* (L.) Osbeck				Singave	K 162	végétation II			
* *Euodia hortensis*	Vailala	H 4380	cultivé	Toloke	H 4095	cultivé			
J. R. & G. Forster		Gr s.n.		Leava	Y 453	»			
				Vaisei	MK 19774	»			
Melicope sp.								V 5085	forêt dense
Micromelum minutum	Pte Matalea	H 4240	forêt dense	Leava	Y 436	forêt d'alt.			
(Forst.) Wight & Arn.	Mt. Afala	V 4917	»						
	lac Lanu-maha	V 5150	»						
	Nukufotu	V 5200	fourré lit.						
	Mt. Lulu	M 7091	forêt dense						
	Utuleve	S 35	forêt II						
Sapindacées									
Allophylus timorensis (DC.)	Faioa	V 4983	forêt lit.					H 4137	forêt lit.
Blume	Nukuloa	V 5182	»						
A. sp.				Pte Velé	MK 19753	forêt lit.			
* *Cardiospermum halicacabum* L.	Vailala	H 4376	adventice						

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
Dodonaea viscosa (L.) Jacquin	Hihifo	H 4338	végétation II						
		Gr 50							
Pometia pinnata Forst.		HO s.n.		Sausau	MK 19768	forêt lit.		V 5109	forêt dense
					B 21	forêt dense		MK 19814	»
					Y X75	»			
Sapotacées									
Planchonella costata (Endl.) Pierre var. *vitiensis* (A. Gray) H. J. Lam				Pte Velé	V 5030	forêt dense			
				»	MK 19750	»			
P. linggensis (Burck) Pierre	Utuloa	H 4295	forêt II	Mt. Vaisei	Y X54	»			
	Mt. Afala	V 4914	forêt dense						
	lac Lanumaha	V 5164	»						
	Mt. Lulu	M 7108	»						
P. torricellensis (Schum.) H. J. Lam				Pte Velé	V 5037	forêt dense		MK 19760,	forêt dense
				»	V 5038	»		19864	»
P. sp.								M 7241	forêt lit.
Scrophulariacées									
Lindernia procumbens (Krocker) Philcox				Nuku	H 4016	toafa			
L. sp.	lac Lano	T 3768	marécage	Tapigavava	T 3982	»			
	»	H 4366	»						
	lac Kikila	M 7134	»						
Simaroubacées									
Suriana maritima L.	Faioa	V 4942	pelouse lit.						
Solanacées									
* *Capsicum frutescens* L.	Mata Utu	H 3747	cultivé	Singave	K 45	cultivé			
* *Cestrum diurnum* L.					Y X45	»			
				Pte Est	M 7176	»			
				Velé	MK 19749	»			
				Singave	MK 19880	»			
* *C. nocturnum* L.				Vilomalia	H 3910	forêt II			
* *Physalis minima* L.	lac Lanumaha	H 4311	adventice	Vasavasa	H 3841	végétation II			
	Nukueta	M 7115	»	Singave	MK 19875	»			
* *Solanum ornans* Witasek				Vasavasa	H 3899	cultivé		MK 19786	forêt dense
					Y X4	pelouse lit.			

Sterculiacées								
Commersonia bartramia (L.) Merrill	Tepa	V 4902	toafa	Singave	MK 19828	toafa		
				Taoa	H 3809	»		
					Y X41	»		
Melochia vitiensis A. Gray	Utuleve	H 4364	forêt II	Asoa-Velé	K 24	»		
Sterculia fanaiho Setchell				Tuatafa	H 3953	végétation II		
				Mt. Vaisei	Y X59			
Tiliacées								
Grewia crenata (J. R. & G. Forster) Schinz & Guillaumin				Peka	H 4109	végétation II		
				Singave	K 87	»		
* *Muntingia calabura* L.	Mata Utu	MK 19918	cultivé					
Triumfetta procumbens Forst.	Nukuhione	H 3765	végétation II	Pte des sables	H 4005	psammophile		
	Faioa	V 4985	»	Pte Est	M 7173	végétation II		
		Gr 36						
		HO s.n.						
* *T. rhomboidea* Jacquin	Mua	H 4335	adventice	Vasavasa	V 5115	bord de piste		
	Hihifo	T 3780	»	Somalama	H 3963	forêt II		
Thyméléacées								
Phaleria disperma (Forst.) Baillon				Vasavasa	M 7216	fourré lit.	H 4140	fourré lit.
Ulmacées								
Celtis harperi Horne ex Baker				Mt. Puke	MK 19838			
Trema cannabina Lour.	Mt. Holo	H 4282	jachère	Vilomalia	H 3874	jachère		
		Gr 37		Alo	Y 401			
				Lotuma	Y 430			
Urticacées								
Cypholophus heterophyllus (Wedd.) Wedd.				Tuatafa	H 4181	jachère		
Elatostema yenii St John				Singave	K 137		H 4139, 4220	forêt dense
							V 5141	»
							M 7237	»
							Y X12	»
							MK 19756	»
Laportea interrupta (L.) Chew.				Lotuma	Y 426	adventice		
Leucosyke corymbulosa (Wedd.) Wedd.				Vilomalia	H 3862	»	V 5139	forêt II
				Singave	MK 19860	forêt lit.		
				Vasavasa	Y X3	»		
Maoutia australis Wedd.				Taoa	H 4048	forêt II		
				Singave	K 82, 83	»		
				Pte Peka	H 4106	forêt dense		
				Mt. Puke	M 7252 .	toafa		

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
* *Pilea microphylla* (L.) Liebmann	Mata Utu	H 3737	bord de piste	Vasavasa	H 3824	bord de piste			
				Alo	MK 19872	fourré lit.			
Pipturus vitiensis A.C. Smith				»	H 3903	végétation II		H 4202	jachère
								V 5099	»
Procris pedunculata (Forster) Wedd.	Utuloa	V 4976	forêt lit.	Mt. Puke	H 4168	forêt d'alt.		M 7235	forêt dense
				»	V 5077	»		V 5140	»
				Pte Pyramides	M 7267	pelouse lit.			
				Singave	MK 19889	forêt lit.			
Verbénacées									
Clerodendrum inerme (L.) Gaertner				Vasavasa	Y X5				
				»	H 3898	psammophile			
				Tuatafa	H 4153	jachère			
* *Lantana camara* L.	Mata Utu	H 4299	végétation II						
Premna taitensis Schauer	Pte Matalea	H 4243	forêt lit.	Taoa	H 3808	toafa			
	Mata Utu	H 4334	»	Vasavasa	H 3904	fourré lit.			
	Tepa	V 4907	végétation II	Pte Velé	V 5022	»			
	Nukulaelae	V 5197	fourré lit.		B 9				
	Mt. Lulu	M 7067	toafa	Tavai	MK 19780	fourré lit.			
				Vilomalia	Y 418	végétation II			
* *Stachytarpheta indica* Vahl	Mata Utu	H 3722	adventice						
	Nukufotu	V 5206	»						
* *S. urticifolia* (Salisb.) Sims	Hihifo	T 3795	végétation II	Malaé	Y X67				
	lac Kikila	M 7039	»	Pte Est	M 7165				
Vitex trifolia L.	Mata Utu	H 4333	forêt lit.	Vasavasa	H 3848	végétation II			
	Nukufotu	V 5209	»	Nuku	V 448				
	Nukueta	M 7116	»						
		Gr 20							
GYMNOSPERMES									
Pinacées									
* *Pinus caribaea* Morelet	Hihifo	H 4392	cultivé						
PTÉRIDOPHYTES									
Adiantacées									
Acrostichum aureum L.				Kolia	H 4031	pelouse lit.			
				Alo	MK 19873	»			
Pteris ensiformis M. Burmann		Gr 8, 11		Vilomalia	H 3889	»	Kolofau	V 5129	forêt d'alt.

	lac Lanuta-vake	H 4328	forêt dense	Nuku	H 3973	»			
	»	H 4319	forêt II	Pte Velé	V 5032	forêt dense			
P. pacifica Hieronymus	Pte Pukega	H 4350	forêt dense	Mt. Puke	H 4178	forêt d'alt.			
P. tripartita Swartz	lac Lanuta-vake	H 4320	forêt II					MK 19795	forêt dense
	Faioa	V 5002	forêt lit.						
		Gr 6							
Stenochlaena palustris (Burmann) Bedd.	Mt. Holo	H 3795	forêt dense						
	lac Lalolalo	MK 19905	»						
Aspidiacées									
Pleocnemia irregularis (Presl) Holttum				Mt. Puke	H 4055	forêt d'alt.			
				»	V 5046	»			
Tectaria dimorpha St John	lac Lanu-maha	H 4348	»	Peka	H 4107	forêt dense			
T. latifolia (Forst.) Copeland				Kolia	4033	pelouse lit.			
				Singave	MK 19888	forêt lit.			
T. stearnsii Maxon	Utuloa	V 4970	forêt lit.	Pte Velé	V 5034	pelouse lit.		H 4138	forêt lit.
								V 5095	forêt dense
T. sp.								MK 19794	»
Aspleniacées									
Asplenium cuneatum Lam				Tuatafa	H 4159	pelouse lit.			
A. laserpitiifolium Lam								H 4198	forêt dense
								V 5093	»
A. nidus L.	Nukuhione	H 3762	forêt lit.						
	Faioa	V 4999	»						
	Nukuloa	V 5179	»						
A. polyodon Forst.	lac Lanuta-vake	H 4324	forêt II	Vasavasa	H 3839	forêt lit.	Kolofau	H 4207	forêt d'alt.
							»	V 5134	»
	Utuloa	V 4975	forêt lit.	Toloke	H 3968	pelouse lit.			
	Nukuloa	V 5177	»	Utulimo	H 4114	forêt dense			
				Mt. Puke	M 4162	forêt d'alt.			
				»	V 5053	»			
				Pte Velé	V 5035	forêt dense			
Athyriacées									
Diplazium sp.	Utuloa	V 4971	forêt lit.						
	lac Lanu-maha	V 5153	forêt dense						
D. sp.		Gr 13							
Blechnacées									
Blechnum orientale L.	Mt. Lulu	H 4250	forêt dense		Y X50	toafa			
	»	V 4945	toafa						
	Côte Ouest	V 4958	bord de piste						
	lac Lanuta-vake	MK 19900	toafa						
		Gr 4, 12							

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
Cyathéacées									
Cyathea decurrens (Hook.) Copel.				Mt. Puke	MK 19839	forêt d'alt.			
Sphaeropteris lunulata (Forst.) Tryon	Utuloa	V 4969	forêt lit.	»	V 5050	»	Kolofau	V 5122	forêt d'alt.
				»	MK 19855	»		V 5147	forêt II
Davalliacées									
Davallia solida (Forst.) Sw.	Nukuhione	H 3761	forêt lit.	Fakaki	H 3995	végétation II		H 4135	forêt lit.
		H s.n.		Malae	Y X67a	forêt lit.		V 5131	forêt dense
								V 5098	»
Humata banksii Alston				Mt. Puke	MK 19851	forêt d'alt.			
H. heterophylla (Smith) Desvaux				Vasavasa	H 3936	forêt dense			
	Mt. Lulu	H 4252	forêt dense	Mt. Puke	H 4181, 4171	forêt d'alt.	Kolofau	V 5133	forêt d'alt.
		L 34649, 37912		»	MK 19842	»			
Humata huahinensis Copel.				Vilomalia	H 3887	forêt dense		V 5096	forêt dense
Nephrolepis biserrata (Swartz) Schott				»	H 3893	jachère		H 4218	forêt d'alt.
N. hirsutula (Forst.) Presl	Mt. Holo	H 3781, 3782	bord de piste						
		H 3793	»						
		Gr 2							
		HO s.n.							
Dennstaedtiacées									
Microlepia speluncae (L.) Moore				Vélé	MK 19755	forêt II			
Gleichéniacées									
Dicranopteris linearis (Burmann) Underw.	Mt. Lulu	H 3803	toafa	Vilomalia	H 3890	jachère			
	Côte Ouest	V 4964	bord de piste		Y X49	toafa			
				Mt. Puke	MK 19836	forêt d'alt.			
Grammitidacées									
Ctenopteris alata (Blume) Holttum				»	H 4080	»			
				»	V 5049	»			
				»	V 5055	»			
Ctenopteris blechnoides (Greville) Wagner & Grether				Mt. Puke	H 4082	forêt d'alt.			
C. contigua (Forster f.) Holttum				»	MK 19843	»			

Hyménophyllacées									
Trichomanes boryanum Kunze				»	V 5064	forêt dense			
					M 7249	forêt d'alt.			
T. dentatum Bosch	Utuloa	V 4966	forêt lit.	Mt. Puke	H 4052	forêt dense			
				»	MK 19847	»			
Hypolépidacées									
Histiopteris incisa (Thunb.) J. Smith				»	H 4061	forêt d'alt.			
Pteridium esculentum (Forst.) Cockayne				»	H 4066	toafa			
Lindsaeacées									
Lindsaea ensifolia Swartz	Mt. Lulu	V 4939	toafa	Vasavasa	H 3927	»			
		Gr 11							
* *L. harveyi* Carruth. ex Seemann	Utuloa	V 4968	forêt lit.	Mt. Puke	H 4072, 4073	forêt d'alt.			
				»	V 5042	forêt dense			
				»	MK 19848	»			
Lindsaea repens (Bory) Thw. var. *marquesensis* F. Brown		Gr 10, s.n.							
		Fasken 100							
Tapeinidium denhamii (Hook.) Christens.				Mt. Puke	H 4056	forêt d'alt.			
				»	V 5076	»			
				»	MK 19846	»			
Lomariopsidacées									
Elaphoglossum sp.				Mt. Puke	H 4080	»			
Lycopodiacées									
Huperzia carinata (Desv.) Rothm.	Utuloa	V 4974	forêt lit.					H 4150	forêt dense
H. phlegmaria (L.) Rothm.	»	V 4933	»	Mt. Puke	H 4164	forêt d'alt.	Kolofau	H 4209	forêt d'alt.
	lac Lanumaha	V 5166	forêt dense					V 5130	»
	Mt. Lulu	M 7088	»						
		L 33888							
H. squarrosa (Forst.) Rothm.				Mt. Puke	H 4074	forêt d'alt.			
Lycopodiella cernua (L.) Pich. Serm.		Gr 1		Vasavasa	H 3928	toafa			
	Tepa	V 4904	toafa	Mt. Puke	H 4092	»			
				»	V 5070	»			
	lac Lanutavake	MK 19898	»	Singave	MK 19827	»			
				»	19833	»			
					Y X48	»			
Marattiacées									
Angiopteris evecta (Forst.) Hoffmann	Mt. Lulu	H 4274	forêt dense	Mt. Puke	H 4058	forêt d'alt.	Kolofau	H 4216	forêt d'alt.
				»	V 5047	»	»	V 5123	»
	Utuloa	V 4972	forêt lit.						

	Wallis			Futuna			Alofi		
	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope	Localité	N°	Biotope
	lac Lanu-maha	V 5156	forêt dense						
	Utuleve	S 37	»						
	»	MK 19907	»						
		Gr 9							
Polypodiacées									
Dipteris conjugata Reinw.				Vasavasa	H 3934	toafa			
				Singave	MK 19826	»			
				»	Y X38	»			
Phymatosorus grossus (Langsd. & Fisch.) Brownlie	Nukuhione	H 3749	forêt lit.	Vasavasa	H 3825	bord de piste		H 4134	forêt lit.
	Mt. Lulu	H 4280	forêt dense	»	Y 423	»	Mua	MK 19824	»
	Mt. Afala	V 4924	»					V 5138	forêt dense
	Faioa	V 4997	forêt lit.						
	Nukufotu	V 5198	»						
		Gr 5							
Pyrrosia adnascens (Forst.) Ching	Utuloa	H 4296	toafa						
Psilotacées									
Psilotum nudum (L.) Beauv.		Gr 18		Vaisei	MK 19777	forêt lit.			
Schizaeacées									
Schizaea dichotoma (L.) Smith	Mt. Lulu	M 7098	forêt dense	Vasavasa	H 3935	toafa		H 4148	forêt dense
		Gr 14		Mt. Puke	H 4169	forêt d'alt.			
				»	V 5066	»			
				»	MK 19837	»			
Sélaginellacées									
Selaginella sp.	lac Lanuta-vake	H 4318	forêt II	Mt. Puke	H 4094	toafa			
Thélyptéridacées									
Cyclosorus nymphalis (Forster f.) Ching				»	MK 19835	forêt dense			
Christella harveyi (Mett. ex Kuhn) Holttum	Mt. Holo	H 3794	forêt dense						
	lac Lalolalo	V 4952	»						
	Utuleve	MK 19913	forêt II						
Macrothelypteris torresiana (Gaud.) Ching				Mt. Puke	MK 19856	forêt dense		MK 19788	forêt dense
Sphaerostephanos invisus (Forst.) Holttum	Mata Utu	H 3777	bord de piste	Singave	MK 19892	végétation II			
S. unitus (L.) Holttum				Pte Velé	V 5018	jachère			

Vittariacées									
Antrophyum alatum Brackenr.				Mt. Puke	V 5065	forêt dense		MK 19790	forêt dense
A. plantagineum (Cav.) Kaulf.	lac lanuta-vake	H 4317	forêt II	Toloke	H 3967	pelouse lit.		V 5132	»
A. reticulatum (Forster f.) Kaulf.	Mt. Afala	V 4931	forêt dense	Singave	K 150	forêt dense			
Vittaria elongata Sw.	Côte Ouest	V 4962	»	Mt. Puke	H 4167	forêt d'alt.			
	Faioa	V 4998	forêt lit.						

ANNEXE II

LISTE DES GENRES INDIGÈNES DU TERRITOIRE DE WALLIS ET FUTUNA ET LEUR RÉPARTITION

P : Distribution pantropicale.

L'ordre des genres est le même que celui de l'Annexe I.

	Afrique	Asie	Malésie	Nouvelle-Guinée	Salomons	Nouvelles-Hébrides	Australie	Nouvelle-Calédonie	Nouvelle-Zélande	Fidji	Samoa	Tonga	Polynésie	Nord Pacifique	Amérique	Wallis	Futuna	Alofi	
Cordyline	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	P
Epipremnum		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Commelina	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			P
Cyperus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	P
Eleocharis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		P
Fimbristylis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		P
Gahnia		+	+	+		+	+	+	+	+			+	+			+		
Kyllinga	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		P
Rhynchospora	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+			P
Scirpodendron		+	+		+	+	+			+	+			+			+		
Schoenus		+	+	+	+		+	+	+	+				+	+	+			
Scleria	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	P
Dioscorea	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+		P
Flagellaria	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+				+	
Bothriochloa	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+		+	+	+			P
Centosteca	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	
Cyrtococcum	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+		+	+		
Digitaria	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Eragrostis	+	+	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	P
Imperata	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		P
Ischaemum	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Lepturus	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	
Miscanthus	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+		+			
Oplismenus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		P
Paspalum	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	P
Sporobolus	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+		P
Stenotaphrum	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Thuarea	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Acanthephippium		+	+	+				+		+		+					+		
Appendicula		+	+	+	+	+		+		+	+	+		+			+		
Bulbophyllum	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		P
Calanthe	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+	+	P
Cynorkis	+									+							+		
Dendrobium		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	P

	AFRIQUE	ASIE	MALÉSIE	NOUVELLE-GUINÉE	SALOMONS	NOUVELLES-HÉBRIDES	AUSTRALIE	NOUVELLE-CALÉDONIE	NOUVELLE-ZÉLANDE	FIDJI	SAMOA	TONGA	POLYNÉSIE	NORD PACIFIQUE	AMÉRIQUE	WALLIS	FUTUNA	ALOFI	
Didymoplexis		+	+	+			+	+		+	+	+		+		+		+	
Erythrodes		+	+	+	+	+		+		+	+				+		+		
Habenaria	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	+		+		P
Liparis	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		+	P
Malaxis	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+			+	P
Moerenhoutia		+	+	+		+	+	+		+	+		+	+	+		+		
Nervilia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+				+	
Oberonia	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	
Peristylus		+	+	+				+			+			+			+		
Phajus	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+		+	
Pseuderia			+	+	+	+				+	+			+			+		
Rhynchophreatia			+	+		+		+						+		+	+		
Spathoglottis		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Taeniophyllum	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+			
Zeuxine	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+				+	
Freycinetia		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	
Pandanus	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Tacca	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	P
Sciaphila	+	+	+	+	+	+	+	+		+				+	+		+	+	P
Sesuvium	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	P
Achyranthes	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+			+	P
Alternanthera	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		P
Rhus	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Alyxia		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	
Cerbera	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Neisosperma	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+	+		
Meryta				+	+	+	+	+	+		+	+	+	+				+	
Polyscias	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+	+	+	
Gymnema	+	+	+	+			+	+		+							+		
Hoya		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+	+		
Balanophora	+	+	+	+		+	+	+		+			+	+				+	
Bischofia		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+				+		
Argusia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Cordia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		+	P
Canarium	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+		+			+		
Casuarina	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Parinari	+	+	+	+	+		+			+	+	+				+	+		
Terminalia	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		P
Blumea	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+				+			+	
Wollastonia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Santaloides (Rourea)		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+					+		
Ipomoea	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		P
Merremia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Rorippa	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	P
Luffa	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+		P
Diospyros	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	P
Elaeocarpus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	
Acalypha	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Antidesma	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+		+	
Euphorbia (Chamaesyce)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		P
Flueggea (Securinega)	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+			+	+	+	+	P
Glochidion	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P

	Afrique	Asie	Malésie	Nouvelle-Guinée	Salomons	Nouvelles-Hébrides	Australie	Nouvelle-Calédonie	Nouvelle-Zélande	Fidji	Samoa	Tonga	Polynésie	Nord Pacifique	Amérique	Wallis	Futuna	Alofi	
Homalanthus		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Macaranga	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	
Phyllanthus	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Flacourtia	+	+	+	+	+	+				+	+	+		+			+	+	
Cyrtandra		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+			+	+	
Scaevola (sect. *Taccada*)	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Calophyllum	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	P
Hernandia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	P
Leucas	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+		+	+	P
Plectranthus	+	+	+	+	+	+	+	+		+				+				+	
Teucrium	+	+	+	+			+								+	+			
Cassytha	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		P
Barringtonia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Acacia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+		
Adenanthera		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+			
Canavalia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Dendrolobium	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Derris	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+		+		P
Desmodium	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Entada	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	P
Mucuna	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Pongamia	+	+	+	+	+	+	+			+	+			+			+		
Pueraria		+	+	+	+	+										+	+		
Sophora	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			P
Tephrosia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+			P
Uraria	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+				+	+	+	
Vigna	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Fagraea		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Geniostoma	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	
Polypremum														+	+	+			
Amylotheca				+		+	+	+			+	+						+	
Pemphis	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Hibiscus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		P
Sida	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+			+	P
Thespesia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Medinilla	+	+	+	+	+	+	+			+	+			+			+	+	
Melastoma	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Aglaia		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+	+		
Dysoxylum		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+		
Hypserpa		+	+	+	+	+	+	+						+			+		
Antiaris	+	+	+	+		+	+			+		+				+	+		
Ficus	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	P
Myristica		+	+	+	+	+	+			+	+	+		+			+	+	
Maesa	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+	+	+	
Decaspermum		+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+		+	+		
Eugenia	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+			P
Syzygium	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	
Anacolosa	+	+	+	+	+					+	+	+					+		
Centella	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		P
Ludwigia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Peperomia	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	P
Piper	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	P

	Afrique	Asie	Malésie	Nouvelle-Guinée	Salomons	Nouvelles-Hébrides	Australie	Nouvelle-Calédonie	Nouvelle-Zélande	Fidji	Samoa	Tonga	Polynésie	Nord Pacifique	Amérique	Wallis	Futuna	Alofi	
Pittosporum	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+	
Portulaca	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Alphitonia		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Colubrina	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	P
Bruguiera	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+			
Rhizophora	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+			P
Antirhea	+	+	+	+		+	+			+	+				+		+		P
Bikkia		+	+	+	+	+		+		+		+		+			+	+	
Canthium	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+			+		
Gardenia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Geophila	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+	+	P
Guettarda	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Hedyotis	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+		P
Ixora	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+		P
Morinda	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Mussaenda	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+		+	+		
Neonauclea		+	+	+	+	+	+			+	+	+	+				+	+	
Ophiorrhiza		+	+	+	+	+	+			+			+	+			+		
Psychotria	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	P
Randia (Aidia)	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	P
Tarenna	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	
Acronychia		+	+	+	+		+	+		+	+	+						+	
Citrus		+	+	+	+			+					+			+			
Melicope		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+				+	
Micromelum		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+	+		
Allophyllus	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	P
Dodonea	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			P
Pometia		+	+	+	+	+				+	+	+				+	+	+	
Planchonella	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	P
Lindernia	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+		P
Suriana	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+			P
Commersonia		+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+		+	+		
Melochia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+		P
Sterculia	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+		+		P
Phaleria		+	+	+	+	+	+			+	+	+		+			+	+	
Grewia	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+			+		
Triumfetta	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+		P
Celtis	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+		P
Trema	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		P
Cypholophus		+	+	+	+		+		+	+		+	+			+			
Elatostema	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+			+	+	
Laportea	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+		P
Leucosyke		+	+	+	+	+				+	+		+				+	+	
Maoutia		+	+	+	+	+				+	+	+	+				+		
Pipturus	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+			+	+	
Procris	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+		+	+	+	
Clerodendron	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+		P
Premna	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		
Vitex	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		P

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 3 : 331-336.

Cyto-geographical studies of the genus *Sesbania* Scop. (*Leguminosae*) from Nigeria *

L. S. GILL & S. W. H. HUSAINI

Summary : Chromosome counts of eight taxa (six species) of the genus *Sesbania* are determined from Nigerian material for the first time. Chromosome numbers for *S. dalzielii* (n = 14), *S. pachycarpa* (n = 7) and *S. pubescens* (n = 14) are new reports. A distribution map of the species studied is given.

Résumé : Des comptages de chromosomes de huit taxa (six espèces) du genre *Sesbania* ont été effectués pour la première fois sur du matériel du Nigeria. Les nombres chromosomiques pour *S. dalzielii* (n = 14), *S. pachycarpa* (n = 7) et *S. pubescens* (n = 14) sont nouveaux. Une carte de distribution des espèces étudiées est présentée.

L. S. Gill & S. W. H. Husaini, Department of Botany, University of Benin City, P.M.B. 1154, Nigeria.

INTRODUCTION

The genus *Sesbania* is composed of 50 species distributed in tropics and subtropics of the World and generally occurs in seasonally flooded places. In Nigeria, the genus is represented by 8 species (HUTCHINSON & DALZIEL, 1958). A base chromosome number of x = 6 has been suggested for this genus by DARLINGTON & WYLIE (1955).

The genus *Sesbania* has been fairly well studied from the Indian-subcontinent (BAQUAR & AKHTAR, 1968 ; BIR et al., 1975 ; HAQUE, 1946 ; KRISHNASWAMY & AYYANGER, 1935 ; PAWAR & BORGAONKAR, 1956 ; RAO, 1946 ; SAMPATH, 1947 and SAREEN & TREHAN 1979). In Europe and the United States of America, this genus has attracted the attention of JACOB (1941) and TURNER (1955). The African species have been cytologically investigated by FRAHM-LELIVELD (1953) and MIÈGE (1960). Nevertheless, cytological information on the Nigerian species is lacking and the present study is a part of the senior author's project on the biology of the Nigerian legumes and is in continuation of earlier works (GILL & HUSAINI, 1981, 1982, 1984 and GILL et al. 1980, 1981, 1984). Cytological information and a distribution map for five species are presented here and of these, chromosome number reports for three species are new.

* Dedicated to Prof. MANGENOT, S.

MATERIAL AND METHODS

Young flower buds from wild populations were fixed in 1 : 3, acetic acid : alcohol, for 24 hours, then transferred into 70 % ethyl alcohol and stored in the refrigerator. Details on techniques used for microsporogensis, pollen fertility and the preparation of distribution maps have been discussed elsewhere (GILL & HUSAINI, 1981, 1984). The vouchers are kept in the herbarium, University of Benin, Benin City, Nigeria.

RESULTS

The exact locality, voucher number, chromosome number, base number and ploidy level for each population sampled are given in Table 1.

S. bispinosa (Jacq.) F. W. Wight

A much branched glabrous shrub up to 3 m high with purple spotted yellow flower. It is widely distributed in Nigeria (Fig. 2) and often found in acidic habitats along roadsides. It flowers from June to August.

A haploid count of n = 12 was made at M-I (Fig. 1, *1*). Meiosis and pollen formation were normal with an average pollen grain size of 32.0 μm.

TABLE 1 : Accession of Material used.

TAXON	ACC. NO. [1]	LOCALITY	HAPLOID NUMBER	BASE NUMBER	PLOIDY LEVEL
Sesbania bispinosa (Jacq.) F. W. Wight	S.W.H. 277	Auchi — Agbede Road, Bendel State.	12	6	Tetraploid
**S. dalzielii* Phill. & Hutch.	S.W.H. 144	Agbarho Bendel State.	14	7	Tetraploid
S. dalzielii Phill. & Hutch.	S.W.H. 148	Effurun, Bendel State.	14	7	Tetraploid
S. grandiflora (L.) Poir.	S.W.H. 171	Port-Harcourt, River State.	12	6	Tetraploid
**S. pachycarpa* DC.	S.W.H. 279	Benin — Ekpoma Road, Bendel State.	7	7	Diploid
**S. pubescens* DC.	S.W.H. 276	Agbede, Bendel State.	14	7	Tetraploid
S. sesban (L.) Merrill	S.W.H. 083	Benin City, Bendel State.	7	7	Diploid
S. sesban (L.) Merrill	S.W.H. 104	Benin City, Bendel State.	8	8	Diploid

1. The designation S. W. H. refers to the material collected by Dr. S. W. H. HUSAINI.
* Taxa worked out for the first time.

S. dalzielii Phill. & Hutch.

A slender shrub up to 1 m high, restricted in distribution to alluvial soils of Nigeria (Fig. 2). The flowering period is from January to March.

Two populations were investigated and both proved to have a haploid count of n = 14

(Fig. 1, *2*). Meiosis and pollen formation were normal with 90 % filled pollen. Pollen grain size averaged 25.6 μm.

S. grandiflora (L.) Poir.

Commonly cultivated shrub or small tree up to 3 m tall with spreading branches, flowers creamish white in lax racemes. It flowers from December to March.

Twelve chromosomes were counted at diakinesis (Fig. 1, *3*). Meiosis and pollen formation were normal with an average grain size of 32.0 μm.

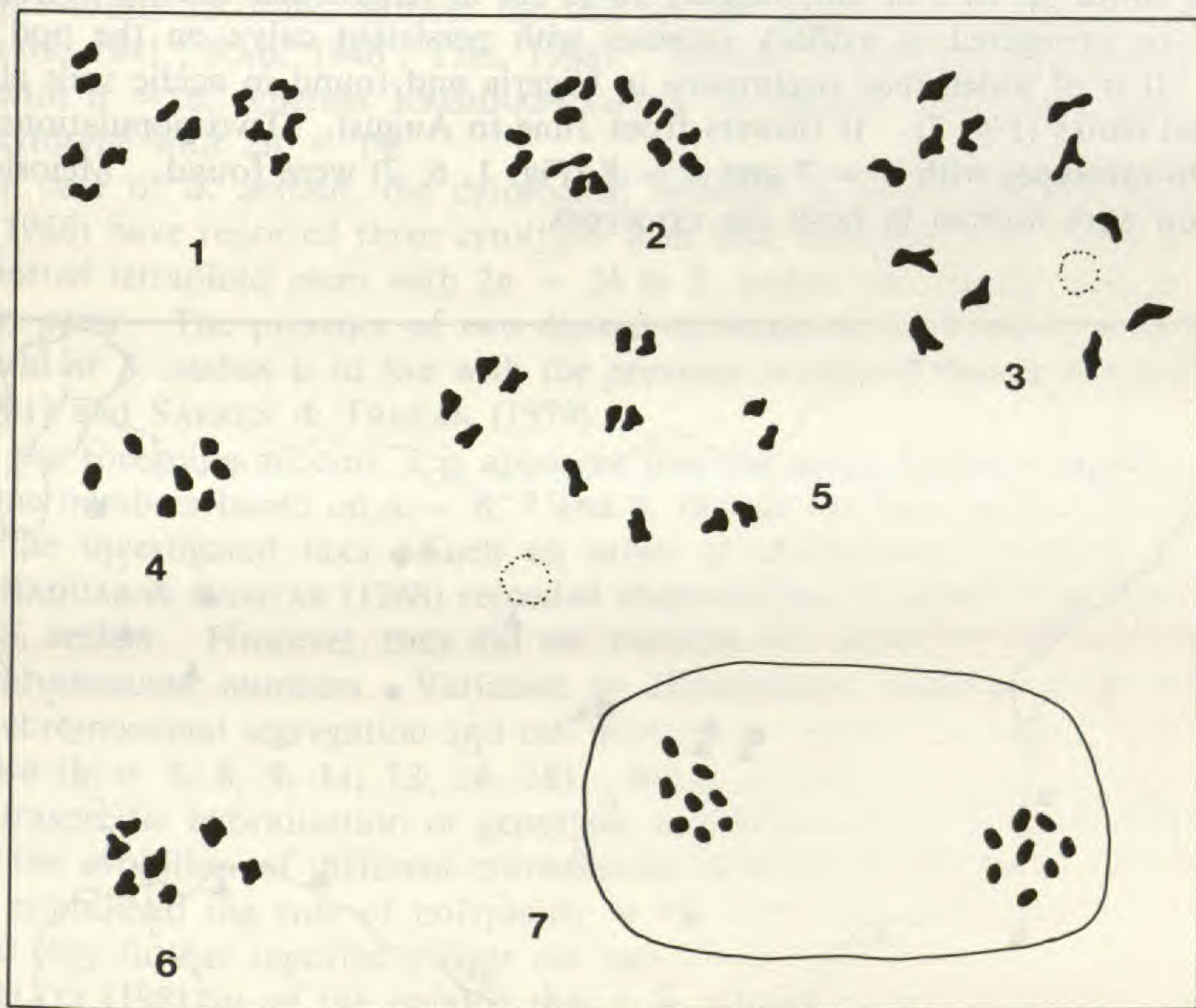


Fig. 1. — Chromosome numbers in six species of **Sesbania** : 1, *S. bispinosa*, n = 12 (AI) ; 2, *S. dalzielii*, n = 14 (MI) ; 3, *S. grandiflora*, n = 12 (Diak.) ; 4, *S. pachycarpa*, n = 17 (MI) ; 5, *S. pubescens*, n = 14 (Diak.) ; 6, *S. sesban*, n = 7 (MI) ; 7, *S. sesban*, n = 8 (MI).

S. pachycarpa DC.

A herb up to 2-3 m tall with yellow flowers, the standard purple spotted. It is widely distributed in acidic soils along roadside in Nigeria (Fig. 2). The flowering period is from June to August.

A haploid count of 7 was made at M-I (Fig. 1, *4*). The % of filled pollen is 92.0 and grain size is 32.0 μm.

S. pubescens DC.

A slender shrub of widespread distribution and occurs in ferralsols, ferruginous tropical soils and lithosols of Nigeria (Fig. 2). It flowers from June to August.

Fourteen chromosomes were counted at diakinesis (Fig. 1, 5). Meiosis and pollen formation followed a normal course.

S. sesban (L.) Merrill

A large shrub up to 5 m tall, leaflets 10-15 cm in length and ending in a point, flowers yellow or variegated in axillary racemes with persistent calyx on the pod for quite some time. It is of widespread occurrence in Nigeria and found in acidic soils along roadside and sand banks (Fig. 2). It flowers from June to August. Two populations were studied and two cytotypes with n = 7 and n = 8 (Fig. 1, *6, 7*) were found. Meiosis and pollen formation were normal in both the cytotypes.

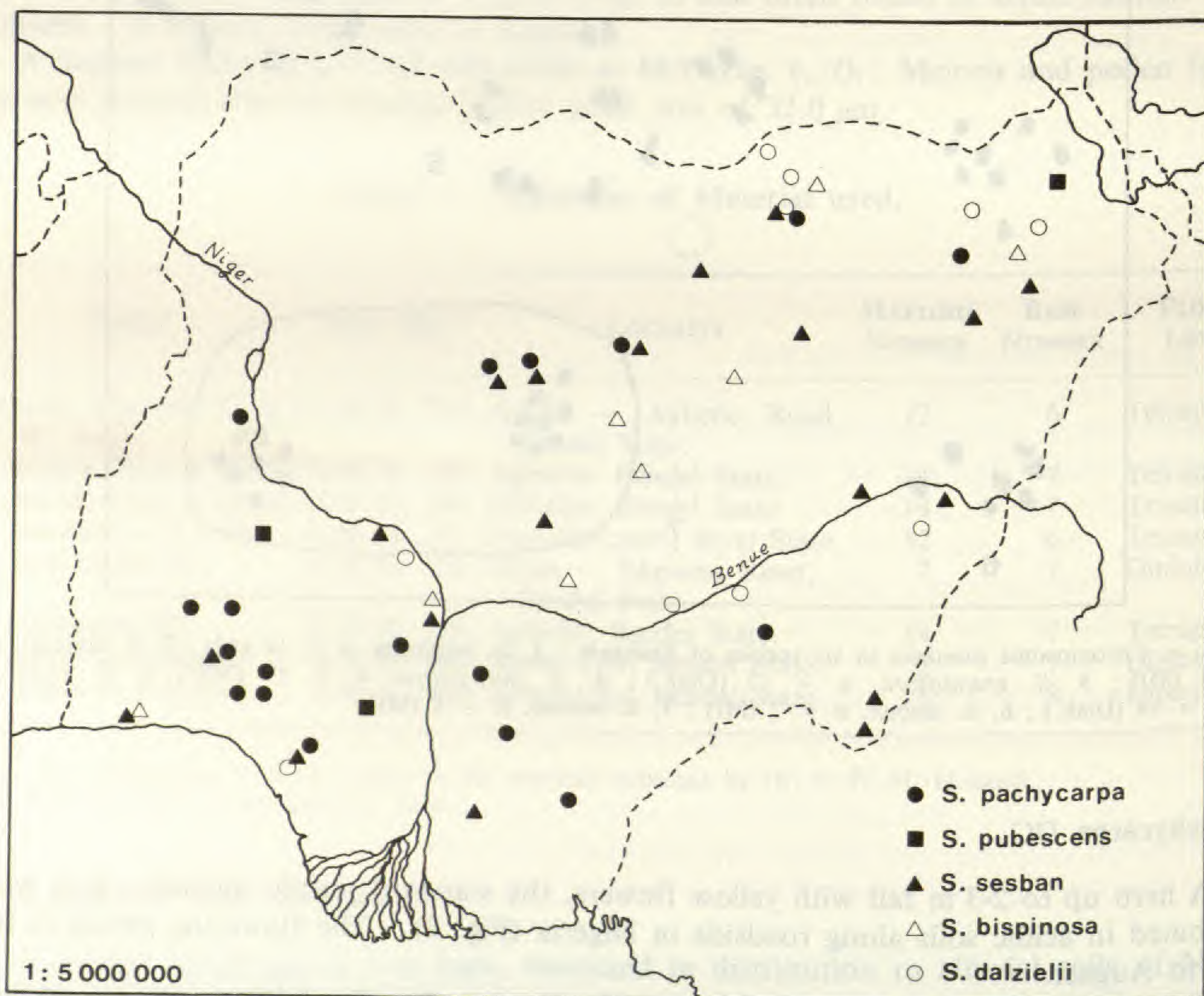


Fig. 2. — A distribution map for five species of **Sesbania** from Nigeria.

DISCUSSION

Of the six species studied, chromosome numbers for *S. dalzielii* (n = 7), *S. pachycarpa* (n = 7) and *S. pubescens* (n = 14) are new reports. All the investigated species except *S. pachycarpa* and *S. sesban* are tetraploids. A perusal of the literature reveals that *S. bispinosa* has two cytotypes based on x = 6 and 7. The present report of n = 12 in *S. bispinosa* confirms the previous reports of JACOB (1941) and TURNER (1955). However, BAQUAR & AKHTAR (1968), BIR & SIDHU (1967), MIÈGE (1960) and SAREEN & TREHAN (1979) have reported a diploid cytotype with n = 6. The report of n = 12 in *S. grandiflora* is in line with the previously recorded number for this species (BAQUAR & AKHTAR, 1968 ; HAQUE, 1946 ; JACOB, 1941 ; RAO, 1946 ; TJIO, 1948). SHARMA (1970) has also recorded a diploid cytotype with n = 6, whereas KRISHNASWAMY & AYYANGER (1935) and SENN (1938) had reported cytotype with 2n = 14.

In the case of *S. sesban*, the cytological situation is more complex, and BAQUAR & AKHTAR (1968) have reported three cytotypes with base numbers of 6, 7 and 8. BIR et al. (1975) reported tetraploid races with 2n = 24 in *S. sesban* var. *bicolor* and 2n = 28 in *S. sesban* var. *picta*. The presence of two diploid cytotypes (n = 7 and n = 8) in the Nigerian material of *S. sesban* is in live with the previous records of BIR & SIDHU (1967, 1974), JACOB (1941) and SAREEN & TREHAN (1979).

From the foregoing account it is apparent that the genus *Sesbania* displays an array of chromosome numbers based on x = 6, 7 and 8, though the base number of 6 is more prevalent in the investigated taxa. Such an array of chromosome numbers is difficult to explain. BAQUAR & AKHTAR (1968) recorded abnormalities in spindle formation in *S. bispinosa* and *S. sesban*. However, they did not mention the causes for the occurrence of such variable chromosome numbers. Variation in chromosome numbers could arise through abnormal chromosomal segregation and cell division as reported by LEWIS (1962) in *Claytonia virginica* (n = 7, 8, 9, 11, 12, 16, 18). But it remains yet to be established whether inter-or intraspecific hybridization or genotypic recombinations or aneuploidy are the main forces for the evolution of different chromosome numbers in the genus *Sesbania*. BIR et al. (1975) established the role of polyploidy in the evolution of tetraploid cytotypes in *S. Sesban* and they further reported a clear cut case of autopolyploidy in *S. sesban* var. *picta*.

GOLDBLATT (1981) is of the opinion that x = 10 and 11 are the primary base number for the tribe *Robinieae*, to which the genus *Sesbania* belongs, and he further suggests that descending polyploidy may have played an important role in the evolution and speciation of this tribe. According to him the genus *Sesbania* with x = 6 is a derived aneuploid. However, we are of the opinion that the base number of 6 is the primary base number for the genus *Sesbania*.

REFERENCES

BAQUAR, S. R. & AKHTAR, S., 1968. — Cytological studies of the genus Sesbania from W. Pakistan. *Cytologia* 33 : 427-438.

BIR, S. S. & SIDHU, S., 1967. — Cytological observations on the North Indian members of family Leguminosae. *Nucleus* 10 : 47-63.

BIR, S. S. & SIDHU, M., 1974. — *In* « IOPB Chromosome number reports ». *Taxon* 23 : 373-380.

BIR, S. S., SIDHU, M. & TALWAR, K., 1975. — Cytological observations on genus Sesbania from the Punjab Plain (North India). *New Botanist* 2 (2) : 101-108.

DARLINGTON, C. D. & WYLIE, A. P., 1955. — *Chromosome atlas of flowering plants*. George Allen Unwin Ltd., London, 519 p.

FRAHM-LELIVELD, J. A., 1953. — Some chromosome numbers in tropical leguminous plants. *Euphytica* 2 : 46-48.

GILL, L. S. & HUSAINI, S. W. H., 1981. — Cytomorphological investigations of some species of the genus Cassia L. in Nigeria. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 4, Section B, *Adansonia* 3 (4) : 461-472.

GILL, L. S. & HUSAINI, S. W. H., 1982. — Cytology of some arborescent Leguminosae of Nigeria. *Silvae Genetica* 31 : 117-122.

GILL, L. S. & HUSAINI, S. W. H., 1984. — Cyto-morphology of the genus Millettia Wight & Arn. (Leguminosae) from Nigeria. *Boletim da Soc. Broter.*, ser. 2, 57 : 237-249 + 2 plates.

GILL, L. S., HUSAINI, S. W. H. & OLUMEKUN, V. O., 1981. — Germination, seedling and cytology of Delonix regia (Boj. ex Hook.) Raf. (Leguminosae). *Legume Research* 4 : 51-55.

GILL, L. S., OLABANJI, G. O. & HUSAINI, S. W. H., 1980. — On the nature of stored food material in the seeds of some Nigerian Legumes. *Legume Research* 3 : 66-70.

GILL, L. S., OLABANJI, G. O. & HUSAINI, S. W. H., 1984. — On the nature of ergastic substances in some Nigerian Leguminous seeds. *Feddes Repert.* 95 : 659-663.

GOLDBLATT, P., 1981. — *Cytology and Phylogeny of Leguminosae. In* « Advances in Legume systematics Part 2 ». Royal Botanical Garden Kew, England & Ministry of Agric. Fish and Food : 427-464.

HAQUE, A., 1946. — Chromosome number in Sesbania. *Curr. Sci.* 15 : 78-79.

HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., 1958. — *Flora of West Tropical Africa*. Crown Agents for Overseas Govt. and Administration, Millbank, London : 439-587.

JACOB, K. T., 1941. — Cytological studies in the genus Sesbania. *Bibliographia Genetica* 13 : 225-297.

KRISHNASWAMY, N. & AYYANGER, R. G. N., 1935. — Chromosome numbers in Sesbania grandiflora Pers. *Curr. Sci.* 3 : 488.

LEWIS, W. H., 1962. — Aneusomaty in aneuploid populations of Claytonia virginica. *Amer. J. Bot.* 49 : 918-928.

MIÈGE, J., 1960. — Nombres chromosomiques de plantes occidentales. *Rev. Cytol. Biol. Veg.* 21 : 373-384.

PAWAR, S. M. S. & BORGAONKAR, D. S., 1956. — Chromosome numbers of Sesbania cinerascens. *Curr. Sci.* 27 : 241.

RAO, Y. S., 1946. — Chromosome numbers in Sesbania. *Curr. Sci.* 15 : 78-79.

SAMPATH, S., 1947. — Chromosome number in Sesbania spp. *Cur. Sci.* 16 : 30-31.

SAREEN, T. S. & TREHAN, R., 1979. — Karyotypes of some taxa in Sesbania Adanson. *Acta Botanica Indica* 7 : 118-180.

SENN, H. A., 1938. — Chromosome number relationship in the Leguminosae. *Bibliographia Genetica* 12 : 175-336.

SHARMA, A. K., 1970. — Annual Report, 1967-1968. *Res. Bull. Univ. Calcutta* 2 : 1-50.

TJIO, J. H., 1948. — The somatic chromosome of some tropical plants. *Hereditas* 34 : 135-146.

TURNER, B. L., 1955. — Chromosome numbers in the genus Sesbania (Leguminosae) : Evidence for a conservative treatment. *Rhodora* 57 : 213-218.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 3 : 337-339.

Un nouveau *Cola* (*Sterculiaceae*) du Cameroun

B.-A. NKONGMENECK

Résumé : *Cola letouzeyana* Nkongmeneck, espèce nouvelle arbustive à pubescence hirsute, croissant en forêt atlantique camerounaise, est décrit.

Summary : *Cola letouzeyana* Nkongmeneck, a new shrubby species with hirsute pubescence, growing in the camerounese atlantic forest, is described.

Bernard-Aloys Nkongmeneck, Herbier National du Cameroun, B.P. 1601, Yaoundé, Cameroun.

Cola letouzeyana Nkongmeneck, *sp. nov.*

Arbuscula 1-5 m alta, caule tereti, cortice colore surdo, et pubescente (minutis pilis stellatis mixtis cum longis pilis rigidis). Folia disticha, lamina elliptica, obovata, basi leviter cordata, apice acuminata 6-22 × 2-8 cm ; 3-8 nervis basalibus palmatis et 8-10 lateralibus utrinque, mediana supra et infra pilosa ; nervis lateralibus supra pilosis ; stipulis filiformis, ciliatis persistentibus.

Inflorescentiae cymosae pauciflorae axillares. Flos pedicello filiformi, 2,5 cm alta ; 5 sepalis luteolis, liberis et aliquando conjuctis ad 1/4 inferiorem, extra pubescentibus. Flos masculus : androceo cum 10 thecis polliniferis. Flos hermaphroditus cum androceo simili et cum gynecio pubescenti, 5-carpellati ; stigma elongata reflexa.

Fructus : 1-5 folliculis glabris viridis, deinde aurantiacis, rostratis 2-6 × 1,2-1,5 cm ; 2-4 semina in quoque folliculo, cum 2 testis tecta, cotyledonibus cum pagina superiora pubescenti.

TYPE : *Letouzey 12421* (= *HNC 32700*), Cameroun, Hikoa Mahouda (chaîne de l'Hikoa Mandeng), 30 km ENE Édéa, 17.12.1973, feuilles, fleurs, fruits (holo-, P ; iso-, YA).

Arbuste rameux et très feuillu de 1-5 m de hauteur, à tige de section circulaire, entrenœuds courts ; épiderme juvénile terne, à pubescence jaunâtre : petits poils stellés mêlés à de longs poils raides, ces derniers plus nombreux et jusqu'à 5 mm de longueur. Feuilles distiques ; jeunes feuilles pendantes et vert clair ; feuilles développées à limbe elliptique, obové, de 6-22 × 2-8 cm, à face supérieure vert foncé, avec parfois quelques longs poils raides vers la base, à face inférieure vert clair et pubescente (petits poils stellés mêlés à de longs poils raides plus nombreux) ; 3-5(-8) nervures basilaires palmées et 8-10 paires de nervures latérales, nervure médiane saillante et pubescente dessus ; pétiole cylindrique, très court, densement pubescent, 2-7 mm ; stipules filiformes, persistantes, ciliées, jusqu'à 2 cm.

Inflorescences en cymes de 1-3 fleurs, axillaires. Fleurs à pédicelle filiforme, blanc, articulé au tiers supérieur ou à mi-hauteur, pubescent, jusqu'à 2,9 cm de hauteur ; calice à 5 sépales, ovés ou elliptiques, longs de 4-5 mm, jaune pâle, libres, parfois soudés au quart inférieur, pubescents sur leur face externe. Fleur mâle : androcée formé par un androphore de 2 mm de hauteur que surmonte une couronne de 10 loges polliniques au centre de



Pl. 1. — **Cola letouzeyana** Nkongmeneck : 1, appareil végétatif × 1/2 ; 2, stipule 14 mm ; 3, fleur hermaphrodite 6 mm ; 4, fleur mâle 5,7 mm ; 5, gynandrocée 3,6 mm ; 6, follicule 56 × 19 mm ; 7, graine conique 12 mm ; 8, graine cylindrique 12,5 mm ; 9, cotylédon avec embryon 10,6 × 8,6 mm.

laquelle apparaissent 5 stigmates de carpidies. Fleur hermaphrodite : androcée formé par 5 paires de loges polliniques, chaque paire logée à la base d'une fente intercarpellaire ; ovaire pubescent (poils stellés), 5 carpelles terminés par 5 stigmates réfléchis.

Fruit : 1-5 follicules glabres, verts puis rouge-orangé, munis chacun d'un bec bien prononcé, 2-6,5 × 1,2-1,5 cm ; follicules à 2-4 graines chacun. Graines à hile bien développé, protégées par 2 téguments, fibreux pour l'externe et pulpeux pour l'interne ; 2 cotylédons plan-convexes, à face interne pubescente (petits poils simples) et embryon hirsute.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Achoundong 1041*, Mt. Mbam Menkom, 18 km NW Yaoundé (fl., avril), YA ; *Bos 6473*, quelques km S du Km 14 route Kribi-Lolodorf (fl., mars), WAG, P, YA ; *De Wilde J. 7492*, Km 14 route Ebolowa-Ambam (fl., oct.), WAG, YA ; *8501*, Km 24 route Ebolowa-Mbalmayo (fl., sept.), WAG, YA ; *De Wilde W. et al. 2193*, 30 km NNW Eséka, près de la riv. Kellé (fl., mars), P, WAG ; *Letouzey 12301*, Boga, 30 km N Eséka (fr., déc.), P, YA ; *12421*, Hikoa Mahouda (chaîne de l'Hikoa Mandeng), 30 km ENE Édéa (fl., fr., déc.), P, YA.

Le *Cola letouzeyana* ressemble au *Cola marsupium* par sa taille (jusqu'à 5 m de hauteur), sa pubescence hirsute, la forme générale du limbe et ses stipules filiformes et ciliées. Il en diffère par ses pétioles beaucoup plus courts, par l'absence des replis sacciformes, la forme des fleurs et son androcée formé de 10 loges (contre 16-22 pour *Cola marsupium*). Les follicules glabres, lisses et bien rostrés sont aussi des caractères d'intérêt spécifique.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 341-351.

Contribution à l'étude de *Adiantum trapeziforme* L. (*Adiantaceae*)

P. NICOLAS

Résumé : L'étude de *Adiantum trapeziforme*, concernant le développement de la jeune plantule jusqu'au stade de l'axe adulte, a révélé certaines particularités. L'axe dressé de la jeune plantule devient, très rapidement, rampant. Ce phénomène n'est pas lié à l'initiation du premier bourgeon, ni à l'apparition de la dorsi-ventralité caulinaire, ces deux phénomènes étant beaucoup plus précoces. L'initiation, la taille ou la position de certaines racines est très particulière. Chez cette espèce se développent des bourgeons en position abaxiale. Suivant les cas, sur un même axe, la trace raméale est émise soit directement par la vascularisation de l'axe soit, quelquefois, par la vascularisation d'un « tronc commun » (réunion de la vascularisation de la fronde et du bourgeon).

Summary : A study of *Adiantum trapeziforme*, dealing with the growth of the young sporophytic plantlet up to the adult rhizome stage, has revealed several particular points. The erect rhizome of the young sporophyte very rapidly becomes creeping. This phenomenon is not connected with the initiation of the first bud or with the appearance of cauline dorsiventrality, the latter two phenomena being much more precocious. The initiation, size, or position of some roots is very unusual. In this species, the buds develop in an abaxial position. Depending on the particular case, on a given axes the branch trace is given off either directly by the cauline vascularization or, sometimes, by the " common trunk " vascularization (the connection of the leaf and bud vascularizations).

Pierre Nicolas, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Laboratoire de Cytologie végétale, Cytotaxinomie et Ptéridologie, Place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.

Adiantum trapeziforme est une *Adiantaceae* d'Amérique tropicale (CHRISTENSEN, 1906). *A. trapeziforme* L. ne doit pas être confondue avec *A. trapeziforme* Huds., 1762 (= *Asplenium marinum*) ou avec *A. trapeziforme* Forst., 1786 (= *Adiantum affine*).

Une description morphologique complète de cette espèce est donnée par HOOKER (1848/1970) et par ROTHSCHILD (1868).

Les spores et les rhizomes qui nous ont permis d'effectuer cette étude proviennent de différents jardins botaniques [1]. Les méthodes et les techniques employées sont celles que nous avons utilisées précédemment (NICOLAS, 1976, 1983).

1. Jardins botaniques de Montréal (Canada) ; de la Havane (Cuba) ; de Caen et de Montpellier (France) ; de Munich (R.F.A.) ; des Universités de Budapest et de Szeged (Hongrie) ; de Mayence (R.F.A) ; de Halle (R.D.A.). Nous remercions vivement les Directeurs de ces établissements.

ABRÉVIATIONS UTILISÉES POUR LES FIGURES

AA	Cellule apicale d'axe	PH	Phloème
AFR	Cellule apicale de fronde	PTH	Prothalle
CL	Coupe longitudinale	RC	Racine
CT	Coupe transversale	VB	Vascularisation du bourgeon
E	Endoderme	VRH	Vascularisation du rhizome
FR	Fronde	TC	Tronc commun
GRC	« Grosses racines »	XY	Xylème
M	Cellules médullaires	ZCI	Zone corticale interne
P	Péricycle		

Colorations

C.V.M. Carmino-vert de MIRANDE
P.A.S.-F.G. Réaction PAS (periodic acid Schiff) et coloration au fast-green
S.F.G. Safranine, fast-green

LA PLANTULE

Le rhizome de la plantule est d'abord dressé ; il ne deviendra rampant que beaucoup plus tard. L'axe caulinaire est entièrement recouvert d'écailles. Quelques-unes d'entre elles sont visibles à la base du rachis qui est de couleur noir ébène.

Très tôt, sur le rhizome, on constate que les feuilles ne se développent plus que sur la partie dorsale de l'axe tandis que les racines sont généralement insérées dans la région ventrale. Très rapidement, la parité fronde-racine (Pl. 1, *1*), telle qu'elle existe couramment chez le très jeune sporophyte, n'est plus décelable. La jeune plantule différencie très tôt, troisième-quatrième fronde, un bourgeon latéral situé du côté abaxial de la base du pétiole. Dès à présent, nous pouvons signaler que cette ramification reste à l'état quiescent chez la jeune plantule, ne portant aucune fronde ni aucune racine visible macroscopiquement.

ANATOMIE DE LA PLANTULE : L'axe s'accroît grâce à une cellule apicale tétraédrique. La cellule apicale de la racine est, elle aussi, tétraédrique et l'apicale foliaire, trifaciale-cunéiforme, a son arête dièdre orientée perpendiculairement à l'axe longitudinal du rhizome.

ANATOMIE DE LA FRONDE : Lors de son émission, la trace foliaire est double (Pl. 1, *2*), (cf. OGURA, 1938/1972, p. 115 ; NAYAR, 1961, p. 15 et 1962, p. 189, *fig.* 22) ; les deux méristèles étant émises soit simultanément soit successivement. A la base du pétiole, dans chacune des méristèles, les cellules de xylème constituent un massif sinueux caractéristique qui est entièrement entouré par le phloème et le parenchyme phloémien. Le péricycle est uni- ou biassisial et l'endoderme est de type à cadre. A un certain niveau dans le pétiole, les deux méristèles fusionnent par les pôles de xylème les plus rapprochés (Pl. 1, *3*). L'ensemble décrit alors un « U » ou un « V ». Chez de très jeunes plantules, les deux méristèles peuvent être déjà soudées dès leur émission ; nous pensons que ceci est dû au caractère juvénile de la plante.

Naturellement, cette trace foliaire provoque une brèche dans la vascularisation caulinaire.

ANATOMIE DE LA RACINE : Généralement, dans la stèle racinaire, le xylème n'est qu'une bande très étroite de quelques cellules et ses pôles sont au contact du péricycle uni- ou biassisial (Pl. 1, *4*). Les éléments phloémiens décrivent donc deux arcs cellulaires de part et d'autre du xylème. L'endoderme est de type à cadre et le nombre de ses cellules est variable (de 6 à 12) suivant les racines étudiées. Dans la région corticale interne, au voisinage de l'endoderme, on observe plusieurs assises de cellules à parois très lignifiées.

ANATOMIE DE L'AXE : A la base du rhizome, la vascularisation est réduite à une protostèle très fugace (Pl. 1, *5*). Souvent, à ce stade, est initiée la première racine, mais ce n'est que très rarement que l'on peut noter l'émission de la première fronde. Cette dernière apparaît avec l'individualisation de la siphonostèle (Pl. 1, *6*) qui est, elle aussi, très fugace. Par conséquent, on observe très rapidement la solénostèle fermée (Pl. 3, *14*) puis ouverte en « U » (Pl. 3, *15, 16*). Ce n'est que chez les plantules relativement âgées que se rencontre la dictyostèle composée alors de 2 méristèles de taille très inégale (Pl. 3, *13*). L'une d'elles, semblable à une solénostèle en « U », se situe toujours dans la région ventrale du rhizome et constitue plus de la moitié de la vascularisation caulinaire.

Concernant l'appareil foliaire, nous avons noté que la première fronde est initiée, indifféremment, dans la région ventrale ou dorsale de l'axe. Mais, très rapidement, les frondes sont émises uniquement dans la région dorsale. Ce phénomène s'observe, en général, avec la deuxième fronde et au plus tard avec la quatrième. Ainsi, toute la partie ventrale de la vascularisation caulinaire n'émettra plus jamais de trace foliaire. La plupart des racines se développent au niveau de la face ventrale de l'axe ; les autres se situant sur sa partie dorsale. Nous avons pu également observer que certaines traces racinaires se développaient au point d'émission d'une méristèle foliaire par la vascularisation caulinaire (Pl. 3, *14, 16*). Notons toutefois que dans certains cas, rares il est vrai, une trace racinaire peut être émise directement par une méristèle foliaire, néanmoins très près de sa base (Pl. 2, *7*).

Dans tous les cas, la racine se situe dans la région dorsale d'une méristèle (Pl. 3, *15*). Sur des coupes transversales du rhizome, nous avons constaté qu'il existait, en fait, deux types de racines identifiables par leurs tailles très différentes. La plupart d'entre elles sont semblables à celles que nous avons décrites précédemment : le xylème est réduit à une bande étroite de cellules. En revanche, le diamètre de certaines racines est relativement important (Pl. 2, *8, 10*) : le xylème est alors constitué par un nombre beaucoup plus élevé de cellules et l'ensemble forme un amas cellulaire assez volumineux. La présence, en mélange, de ces deux types de racines ne semble être soumise à aucune règle précise.

La disposition des éléments foliaires et racinaires empêche d'observer la parité fronde-racine telle qu'elle existe normalement chez les jeunes plantules. Nous avons cependant constaté que le nombre de racines n'est, au début, que très légèrement supérieur à celui des frondes (17 racines pour 12 frondes par exemple).

L'apparition du premier bourgeon latéral intervient, comme nous l'avons déjà indiqué, au niveau de la troisième-quatrième fronde. Ce bourgeon se situe du côté abaxial de la base pétiolaire. Par la suite, certaines frondes pourront en être dépourvues. Mais dans la majorité des cas, à chaque fronde est associé un tel type de bourgeon.

Compte tenu du caractère particulier de cette formation et des différences qui peuvent exister entre les très jeunes axes et les rhizomes adultes, nous avons jugé nécessaire de consacrer un paragraphe particulier à ce bourgeon.

L'AXE ADULTE

La morphologie de l'axe adulte est semblable à celle du rhizome rampant du jeune sporophyte. Les caractéristiques morphologiques et anatomiques des différentes cellules apicales sont identiques à celles de la plantule.

La vascularisation du rhizome est une dictyostèle constituée de 2 ou 3 méristèles (Pl. 2, *9*). Comme chez le jeune sporophyte, il existe une méristèle — en position ventrale — beaucoup plus développée que les deux autres qui sont en position dorsale. Ces deux dernières sont de taille équivalente et constitueraient ce que NAYAR (1962) appelle « d'étroites bandes vasculaires ». Leur parcours, sinueux, est en relation avec les émissions des traces foliaires.

Dans certains cas, nous avons observé des anastomoses entre ces deux méristèles dorsales, ceci sans relation avec une émission foliaire.

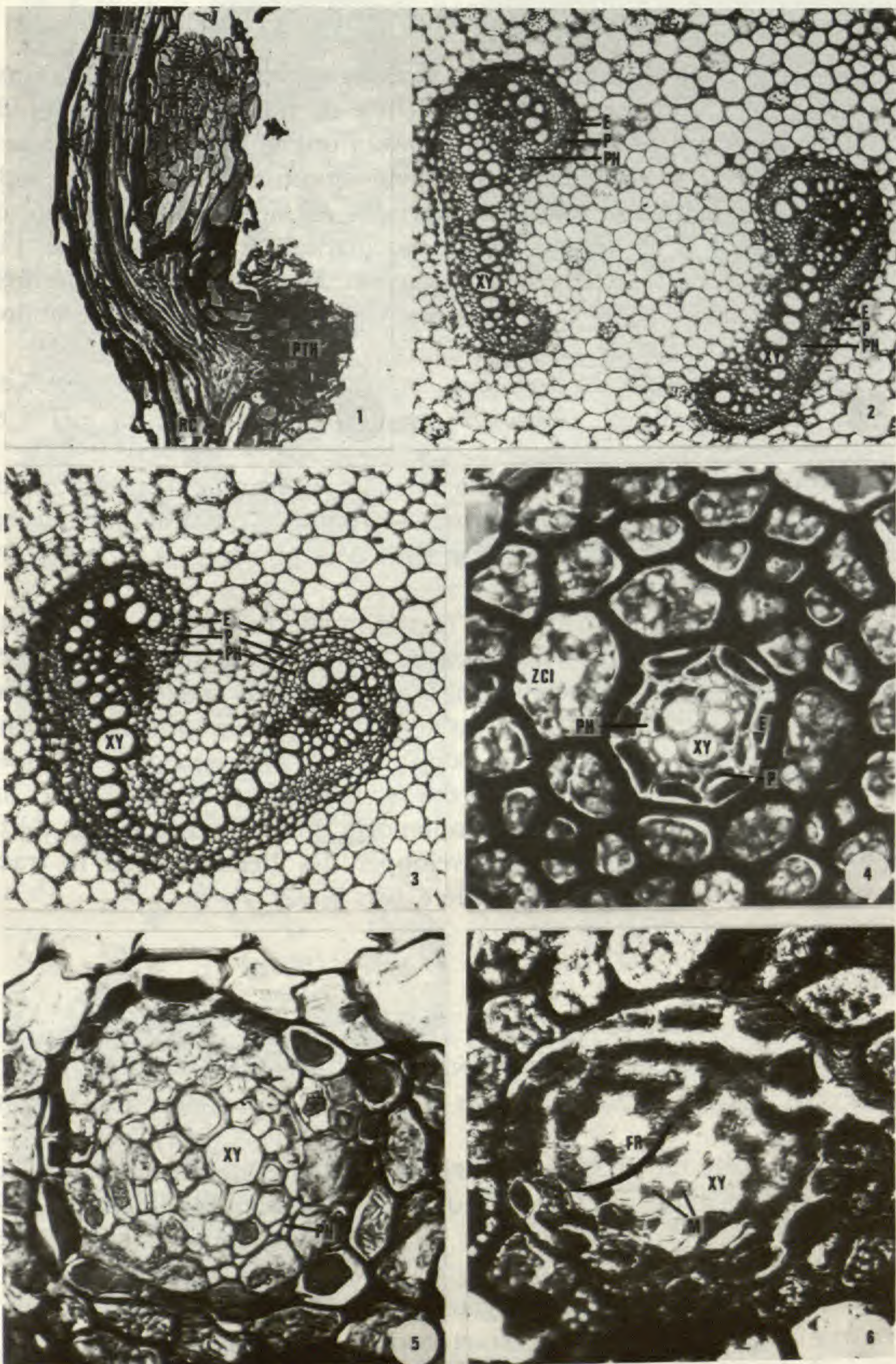
Nous ne reviendrons pas ici sur la présence des nombreuses racines qui sont initiées sur la partie ventrale du rhizome. Nous nous sommes intéressés plus particulièrement à celles de la face dorsale. En effet, dans la région raméo-foliaire, on peut déceler, très souvent, 4 et même 7 racines (Pl. 2, *10*). Certaines se dédoublent très tôt, alors qu'elles sont encore dans la zone corticale et à proximité de la vascularisation caulinaire (Pl. 2, *10*). Mais ces éléments, avant qu'ils ne se dédoublent, n'atteignent jamais le diamètre des « grosses racines » évoquées précédemment. Enfin, signalons que des racines peuvent, aussi, être émises par les « petites méristèles dorsales ».

LA RAMIFICATION

Nous avons déjà signalé que des bourgeons de « type abaxial » étaient décelables à la base des pétioles. Ils apparaissent, chez la jeune plantule, au niveau de la troisième-quatrième fronde. Généralement, ce sont des éléments très peu développés sur lesquels on n'observe ni frondes ni racines à l'examen macroscopique. Quelquefois, ils peuvent avoir un développement important (plusieurs centimètres), mais aucune fronde n'y est visible ; on note seulement la présence de racines plus nombreuses à la base du bourgeon. Plus tard, cette ramification acquiert une morphologie semblable à celle de l'axe porteur.

Bien que ces bourgeons soient très souvent quiescents, on observe (microscopiquement), très tôt, leur cellule apicale tétraédrique d'axe ainsi que les cellules apicales des racines et des frondes (Pl. 2, *11*). Ces différentes cellules sont semblables à celles du rhizome principal. Il en est de même de l'orientation de l'apical foliaire (Pl. 2, *11*).

L'émission de la trace raméale s'effectue dans la région dorsale d'une méristèle caulinaire et provoque l'ouverture d'une brèche (Pl. 3, *14*). La forme de la trace raméale rappelle celle d'une gouttière. Au niveau des deux marges de cette brèche s'individualisent, par la suite, les deux méristèles caractéristiques de la trace foliaire (Pl. 3, *15*). Lorsque la ramification est absente, il n'existe, également, qu'une seule brèche : celle de la fronde. Ce type d'initiation raméo-foliaire est celui qui est le plus couramment observé chez cette espèce. Toutefois, *sur un même axe*, il peut en exister un second — bien plus rare il est vrai — mais que l'on ne peut ignorer. Dans ce dernier cas, toujours dans la région dorsale d'une méristèle, est émise une stèle que l'on nommera « tronc commun » (Pl. 3, *17*). C'est elle qui



Pl. 1. — **Adiantum trapeziforme** L. : **1**, coupe longitudinale dans une très jeune plantule n'ayant émis qu'une qu'une seule racine (RC) et qu'une seule fronde (FR) ; les tissus du prothalle (PTH) sont encore visibles × 243 (P.A.S.-F.G.) ; **2**, coupe transversale dans la région basale du pétiole ; les deux méristèles foliaires sont indépendantes l'une de l'autre × 227 (C.V.M.) ; **3**, coupe transversale dans la région supérieure du pétiole ; à ce niveau les deux méristèles foliaires ont déjà fusionné × 243 (C.V.M.) ; **4**, coupe transversale dans une racine ; dans la zone corticale interne (ZCI) les cellules ont leurs parois très lignifiées × 702 (S.F.G.) ; **5**, coupe transversale dans la région basale de l'axe d'une jeune plantule ; à ce niveau on observe le stade de la protostèle × 1314 (P.A.S.-F.G.) ; **6**, coupe transversale dans la région basale de l'axe d'une jeune plantule (différente de la précédente) ; il y a émission d'une trace foliaire (FR), en CT, par la stèle caulinaire ; à ce stade on observe une siphonostèle ectophloïque comportant seulement deux cellules médullaires (M) × 945 (S.F.G.).

occasionne l'ouverture d'une brèche dans la vascularisation du rhizome. Dans la région médio-dorsale de ce tronc commun se détache la stèle du bourgeon abaxial (Pl. 3, *18*) et les deux éléments vasculaires restants, marginaux, sont à l'origine de la trace foliaire (Pl. 3, *18*).

Reprenons maintenant le cas général. L'individualisation des éléments conducteurs du rameau s'effectue très rapidement, mais dans certains cas nous avons constaté que la stèle du bourgeon commençait à se séparer de la vascularisation caulinaire par l'une de ses marges, l'autre restant encore relativement longtemps au contact de la méristèle de l'axe (Pl. 3, *13*). De même, nous avons noté qu'il pouvait exister un décalage important entre l'émission du bourgeon et celle de la fronde.

Dans tous les cas, à la base du bourgeon, la vascularisation est incurvée, en gouttière (Pl. 2, *12*). Elle évolue ensuite en solénostèle fermée, puis ouverte en « U » et enfin en dictyostèle.

Nous avons déjà signalé que chez la plantule, le bourgeon abaxial, qui est d'ordre primaire, se situe au niveau de la troisième-quatrième fronde. Toutefois, lorsque cette ramification se développe, la première fronde émise peut déjà posséder, à sa base, un bourgeon qui est donc d'ordre secondaire.

A la base de la ramification, au stade de la solénostèle fermée, on constate que l'ouverture de cette stèle est provoquée par l'émission de la première fronde (ou du premier bourgeon lorsque celui-ci existe). Mais quelquefois, le passage de la solénostèle fermée à la solénostèle ouverte en « U » s'effectue sans qu'il y ait initiation d'un bourgeon ou d'une fronde. La première fronde, émise par la ramification, se développe uniquement dans la région dorsale de l'axe et il en sera de même des frondes suivantes. Les racines apparaissent en premier et sont disposées, au début, en n'importe quel point de l'axe. Certaines, plus précoces encore, peuvent quelquefois se développer dès l'émission de la trace raméale, lorsque celle-ci est encore incurvée, en gouttière (Pl. 2, *12*).

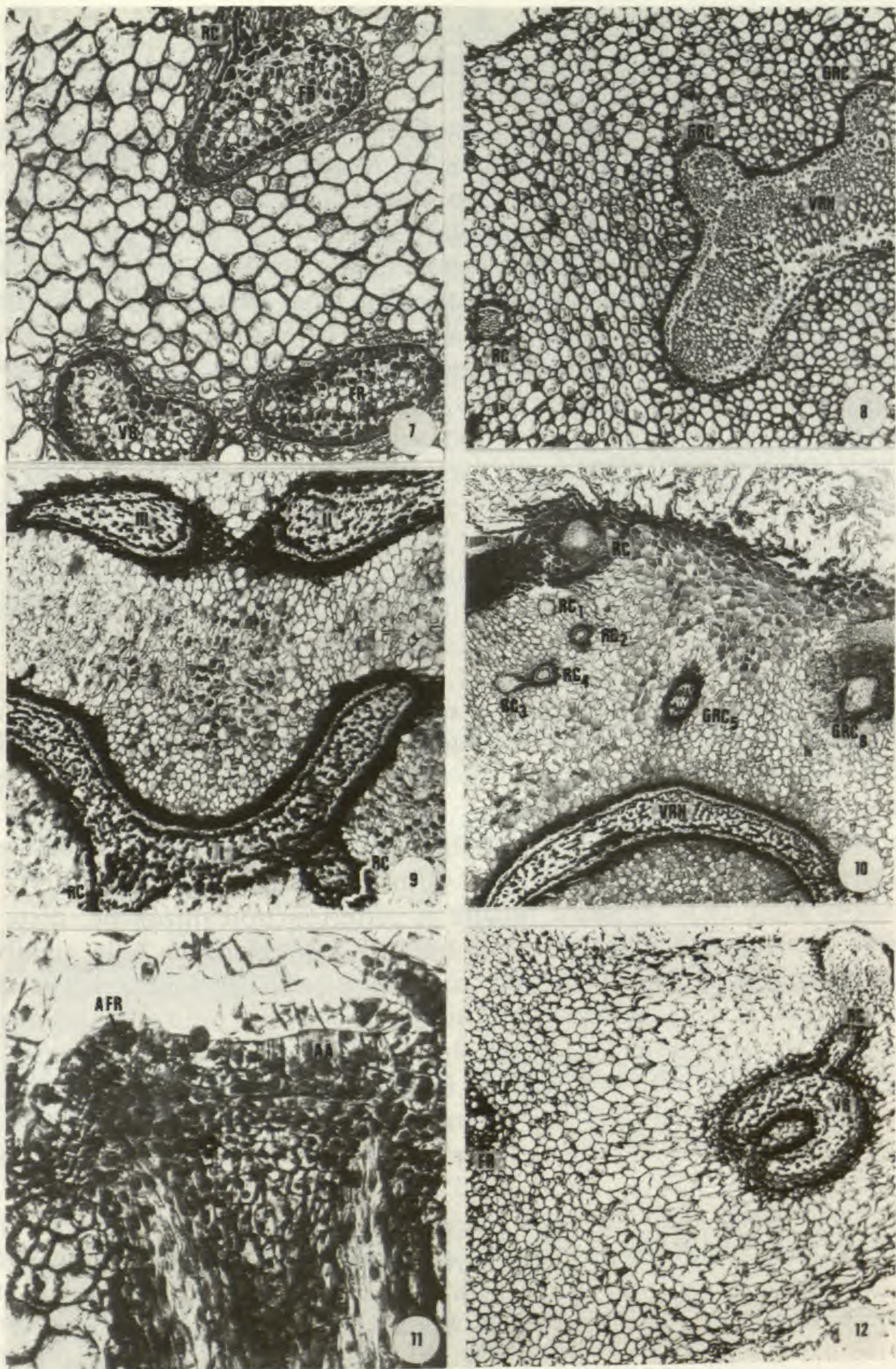
DISCUSSION

De nombreux auteurs tels que LACHMANN (1889), OGURA (1938/1972), NAYAR (1961, 1962), entre autres, ont accordé une attention plus ou moins importante à *Adiantum trapeziforme*.

Cette filicinée possède un rhizome rampant. Les cellules apicales des axes, des frondes et des racines sont semblables, qu'il s'agisse du jeune sporophyte, du rhizome adulte et du bourgeon abaxial ; il en est de même de leurs caractères morphologiques, cytologiques et de leur fonctionnement.

La trace foliaire est double à son origine (cf. aussi OGURA, 1938/1972, p. 815) et les cellules de xylème décrivent une figure caractéristique (« en hippocampe »).

L'évolution de la vascularisation de l'axe de la jeune plantule est classique et semblable à celle que nous avons déjà décrite chez d'autres espèces telles que *Adiantum capillus-veneris* L., *Adiantum hispidulum* Sw., *Hemionitis arifolia* (Burm.) Moore, *Coniogramme japonica* (Thunb.) Diels (NICOLAS, 1976, 1979, 1983*a*, 1983*b*). Chez *A. trapeziforme*, l'émission de la première fronde est très précoce (niveau siphonostèle et quelquefois protostèle), mais sa position — qui peut être dorsale ou ventrale — est donc très variable d'un échantillon à l'autre. Ce n'est que par la suite que s'établira une dissymétrie caulinaire très marquée



Pl. 2. — **Adiantum trapeziforme** L. : **7**, émission d'une racine en CT (RC) à partir d'une des deux méristèles foliaires (FR) en CT ; notons que la trace raméale (VB), en CT, est individualisée et en forme de gouttière × 231 (P.A.S.-F.G.) ; **8**, rhizome adulte en CT, émissions de deux « types » de racines reconnaissables à leur diamètre, « grosses racines » (GRC) et « racines normales » (RC) en CT ; une partie de la vascularisation du rhizome (VRH) est visible × 111 (S.F.G.) ; **9**, coupe transversale du rhizome adulte ; distyostèle composée d'une méristèle ventrale (I) très développée et de deux méristèles dorsales (II et III) de taille sensiblement égale ; émissions de deux traces racinaires (RC) en CT × 91 (P.A.S.-F.G.) ; **10**, coupe transversale du rhizome adulte ; seule une partie de l'axe est représentée ; on note la présence de nombreuses racines (RC), en CT, dont certaines se sont déjà dédoublées (RC_1 et RC_2) ou sont en train de se dédoubler (RC_3 et RC_4) ; deux « grosses racines » (GRC_5 et GRC_6) sont, ici aussi, visibles en CT ; seule une portion de la vascularisation caulinaire (VRH) est décelable × 97 (P.A.S.-F.G.) ; **11**, région apicale d'un bourgeon en CL ; mise en évidence de la cellule apicale de fronde (AFR) et de son orientation par rapport à la cellule apicale de l'axe (AA) en CL × 492 (S.F.G.) ; **12**, coupe transversale d'un rhizome adulte ; la trace raméale (VB), en CT, est encore incurvée, en gouttière, et il y a déjà émission d'une trace racinaire (RC) en CT ; un fragment d'une méristèle foliaire, en CT, est ici visible (FR) × 91 (S.F.G.).

mais qui précède toujours l'initiation de la cinquième fronde. Les feuilles sont alors émises, uniquement, dans la partie dorsale du rhizome. Cette règle est moins stricte en ce qui concerne les racines quoiqu'elles soient beaucoup plus nombreuses dans la région ventrale.

De plus, cette dissymétrie n'est pas liée au passage du port dressé de l'axe au port rampant : l'acquisition de ce dernier caractère étant beaucoup plus tardive. En revanche, ce phénomène semble être en liaison avec l'installation d'un certain type de vascularisation (solénostèle) : c'est alors la seule région dorsale de la stèle caulinaire qui émettra les traces foliaires. Ainsi, ces différences morphologiques et anatomiques, que l'on observe entre la partie dorsale et la partie ventrale de l'axe, nous permettent de conclure à une dorsiventralité très marquée du rhizome de *A. trapeziforme.*

La plantule acquiert, très tôt, la structure caractéristique de l'axe adulte.

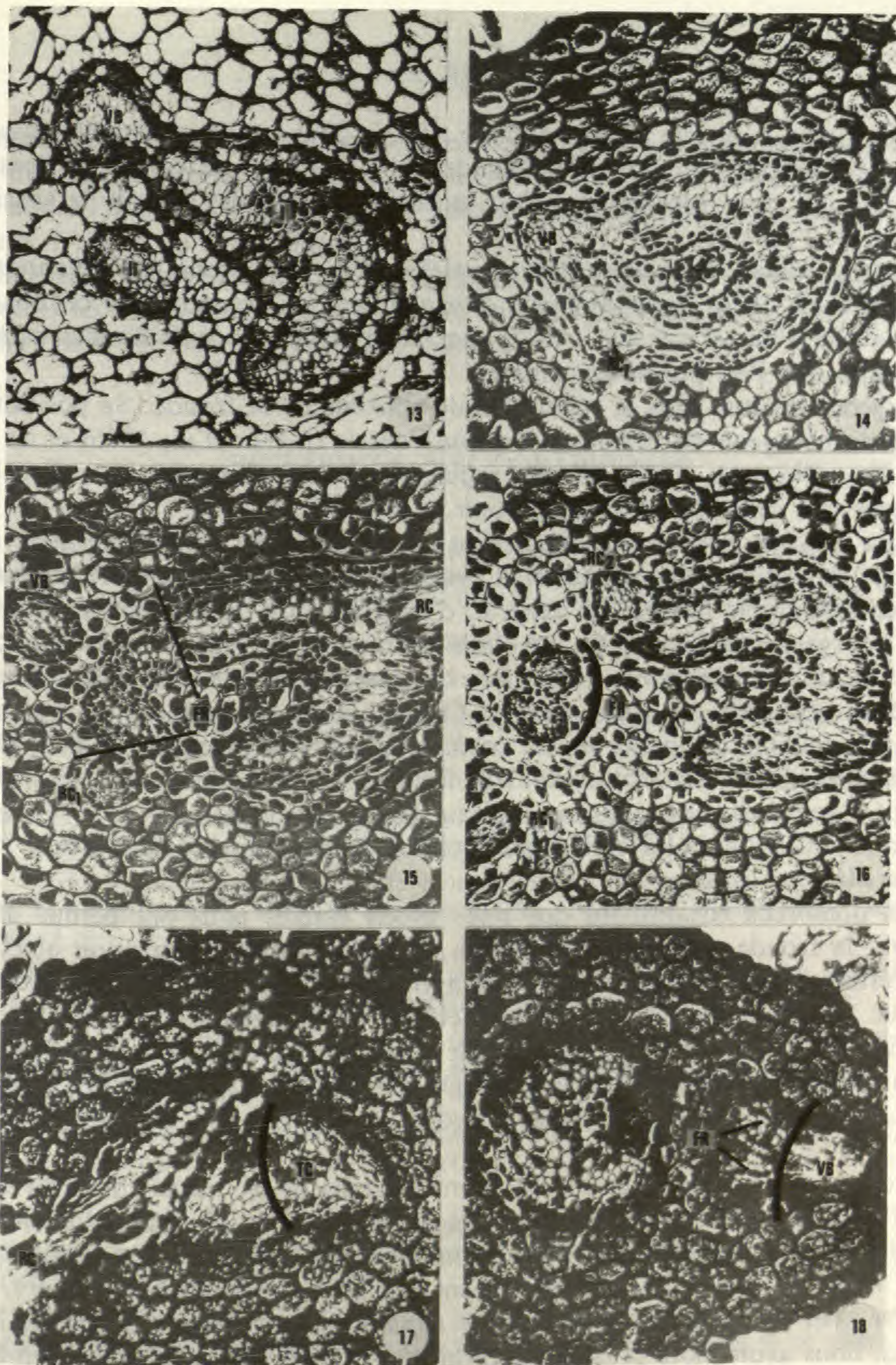
Les racines sont toujours réparties sans rythme précis, leur densité paraissant être en relation avec une certaine activité de l'axe. Nous rejoignons en cela les observations de LACHMANN (1889, p. 26) : « les racines..... sont d'autant plus rares que la croissance de la tige en longueur est plus active ». Il en résulte que la parité fronde-racine, telle que nous l'avons observée chez différentes espèces (NICOLAS, 1976, 1979, 1983*a* et 1983*b*), n'est guère décelable chez *A. trapeziforme.* En revanche, il est nécessaire de souligner que contrairement à ce qui est écrit et dessiné par LACHMANN (1889, p. 40 et *fig.* 12, *pl.* I), des racines existent sur la face dorsale de l'axe et ceci quel que soit le type de la vascularisation caulinaire. De plus, des racines se développent sur une ou même sur les deux méristèles foliaires. Leur présence, singulière, nous oblige à nous interroger sur la signification d'un tel phénomène et sur la nature exacte de la vascularisation pétiolaire dans sa région basale. En effet, à ce niveau le phloème décrit déjà un anneau cellulaire autour du xylème : il y a manifestement discordance entre cette structure foliaire et cette fonction rhizogène, donc caulinaire.

Une autre interrogation subsiste ayant trait à la présence et à la signification des racines de diamètre relativement important, comparé à celui des autres racines qui se développent sur le rhizome, sans rythme ni position précis. Nous pouvons seulement affirmer qu'elles ne sont pas issues de la fusion de plusieurs d'entre elles.

De même, le dédoublement fréquent de la trace racinaire, dans la région corticale de l'axe et *très près* de la vascularisation caulinaire, est de type assez particulier. Ces deux racines percent ensuite l'épiderme du rhizome en deux points relativement éloignés l'un de l'autre. Ceci exclut qu'il s'agit de l'émission d'une radicelle par la trace racinaire principale.

Nous nous bornerons, pour l'instant, à souligner ces particularités.

Nous avons déjà signalé que chez la jeune plantule le stade le plus fréquemment observé est celui de la solénostèle. Chez le rhizome adulte, suivant les auteurs, la vascularisation est une solénostèle ou une dictyostèle. LACHMANN (1889) considère que cette vascularisation est réduite à une stèle en « U » (fig. 12, pl. I). De même, NAYAR (1962, p. 188) admet que ce sont les émissions foliaires qui divisent la vascularisation en d'étroites masses vasculaires. De plus, il note la présence de petites lacunes situées dans la région latérale de la brèche foliaire. Au total, ces deux auteurs paraissent ignorer la présence d'une ou de deux méristèles dorsales. Mais OGURA (1938/1972) classe *A. trapeziforme* parmi les espèces à « dictyostèle dorsi-ventrale » (p. 55, entre autres ; cf. aussi p. 71 et p. 351). Nous même, nous avons également observé une telle stèle composée de 2 ou 3 méristèles. L'une d'elles, très nettement plus développée, occupe toujours une position ventrale ; les deux autres (ou l'autre) se situant dans la partie dorsale de l'axe. Ce sont ces dernières qui correspon-



Pl. 3. — **Adiantum trapeziforme** L. : **13**, coupe transversale de l'axe d'une plantule ; la dictyostèle est composée de deux méristèles (I et II) ; émission de la vascularisation du bourgeon (VB) en CT ; à ce stade, les méristèles foliaires ne sont pas décelables × 260 (P.A.S.-F.G.) ; **14** à **16**, axe d'une jeune plantule en CT ; émissions successives de la trace raméale (VB) et de la trace foliaire (FR) en CT ; l'initiation des racines (RC_1 et RC_2), en CT, s'effectue au point d'émission de la vascularisation de la fronde par la solénostèle caulinaire (S.F.G.) ; **14**, solénostèle caulinaire fermée, en « O » ; début de l'émission de la vascularisation du bourgeon (VB), et d'une racine (RC_1) × 227 ; **15**, solénostèle caulinaire ouverte, en « U » ; fin de l'émission de la trace foliaire (FR) dont les deux méristèles sont indépendantes ; la vascularisation du bourgeon (VB) est encore visible × 227, coupe située à 72 μm de la précédente ; **16**, solénostèle caulinaire ouverte, en « U » ; les deux méristèles de la fronde (FR) commencent à fusionner ; émission d'une racine (RC_2) semblable à celle de RC_1 × 227, coupe située à 64 μm de la précédente ; **17**, **18**, axe d'une plantule en CT ; émission d'un « tronc commun » TC (fronde + bourgeon) en CT (S.F.G.) ; **17**, début de l'individualisation du tronc commun ; émission d'une racine (RC) en CL par la vascularisation de l'axe × 295 ; **18**, solénostèle caulinaire ouverte en « U » ; au niveau du tronc commun est émise la vascularisation du bourgeon (VB), les éléments restants du tronc commun sont à l'origine de la vascularisation de la fronde (FR) × 400, coupe située à 40 μm de la précédente.

draient, à notre avis, à ce que NAYAR nomme : les étroites bandes vasculaires associées aux lacunes. On peut admettre que la stèle subit des modifications, en particulier lors des émissions foliaires, mais nous pensons que c'est la dictyostèle qui est le type de vascularisation caractéristique de l'espèce.

Comparé au réseau de mailles très complexe de la dictyostèle de *Adiantum capillus-veneris* L. (NICOLAS, 1976), nous pouvons dire que chez *A. trapeziforme* on observe seulement une ébauche d'un tel système. Ainsi, chez cette espèce, ce type de dictyostèle est l'un des plus simples que l'on puisse rencontrer.

Le bourgeon est situé dans la région basale abaxiale de la fronde. Sa position est identique à celle du bourgeon de *Adiantum capillus-veneris* L. (NICOLAS, 1976) et de *Adiantum hispidulum* Sw. (NICOLAS, 1979) et très rapidement cette formation acquiert les mêmes caractéristiques que celles du rhizome porteur.

A la base de ce bourgeon, la vascularisation est, ici aussi, une solénostèle ouverte en « U », comme chez *A. capillus-veneris* et *A. hispidulum* (NICOLAS, 1976, 1979) ; celle-ci évolue ensuite en solénostèle fermée. En général, c'est l'émission de la première fronde et aussi du premier bourgeon qui provoque l'ouverture de cette solénostèle fermée. Mais, fait assez surprenant, chez *A. trapeziforme*, l'ouverture de cette solénostèle peut être indépendante de l'émission d'un bourgeon ou d'une fronde. Ceci est donc semblable à ce que nous avons observé chez la bulbille caulinaire de *A. capillus-veneris* (NICOLAS, 1976) et la ramification de *Coniogramme japonica* (NICOLAS, 1983*b*). Pour ce qui est des racines, ce n'est que très rarement que l'une d'elles est émise au niveau de la solénostèle en « U ». En général, les autres ne sont initiées que plus tard (solénostèle fermée), mais toujours avant l'apparition des premiers éléments foliaires.

Les très nombreux échantillons que nous avons étudiés nous ont permis de constater qu'en général la fronde possède un bourgeon qui est *toujours* en position abaxiale et son initiation s'effectue *toujours* avant celle de la fronde. C'est donc l'émission du bourgeon qui provoque la fragmentation de la stèle. Ceci est en opposition avec les observations de NAYAR (1961, 1962) pour qui la trace raméale a pour origine *l'une des marges de la trace foliaire* ; en outre, selon lui, cette trace raméale se situe sur *l'un ou l'autre côté — abaxial ou adaxial* — de la fronde. Or nous n'avons *jamais* observé un rameau en position adaxiale.

Nous soulignerons la présence sur un même rhizome de *A. trapeziforme* de deux modes différents d'émissions raméo-foliaires ; c'est là un phénomène très particulier que nous rencontrons ici pour la première fois. Dans la majorité des cas, chez cette espèce, les traces raméales et foliaires sont émises successivement par la vascularisation caulinaire. Ceci a été aussi observé chez la plantule de *Adiantum capillus-veneris* (NICOLAS, 1976). Mais, dans quelques cas, nous avons noté la présence d'un « tronc commun » (ramification-fronde) qui rappellerait celui déjà observé chez *A. hispidulum* Sw. (NICOLAS, 1979).

L'étude anatomique de *A. trapeziforme* nous a permis de constater que l'initiation du premier bourgeon (au niveau de la troisième-quatrième fronde) n'est pas liée à l'installation de la dorsi-ventralité chez l'axe porteur, puisque cette dernière est décelable dès la deuxième feuille.

Lorsque le bourgeon abaxial (primaire) se développe, la première fronde qu'il émet peut déjà posséder à sa base un bourgeon (donc d'ordre secondaire). Ainsi, ce bourgeon primaire acquiert immédiatement une potentialité semblable à celle d'un axe âgé et non pas

à celle d'une très jeune plantule. Chez cette espèce, l'activité du bourgeon primaire est donc différente de celle du rameau abaxial, de même ordre, de *A. capillus-veneris* (NICOLAS, 1976) sur lequel l'apparition du bourgeon abaxial secondaire ne s'effectue qu'après l'émission de deux frondes au minimum.

Finalement, le bourgeon abaxial de *A. trapeziforme* présente cette particularité de réunir quelquefois les traits de celui de *Adiantum capillus-veneris* et de celui de *A. hispidulum*. Ceci suggère, peut-être, des liens d'ordre évolutif.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BONNET, A. L. M. & NICOLAS, P., 1976. — Les différents modes de ramification du rhizome de l'Adiantum capillus-veneris L. (Adiantaceae, Filicinée Leptosporangiée). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 283 : 623-625.

CHRISTENSEN, C., 1906. — *Index Filicum*. Hagerup H. ed., Hafniae, 804 p.

HOOKER, W. J., 1848/1970. — *Species Filicum*. Cramer J. ed. (reprint 1970), Lehre 5, 250 p., 70 pl.

LACHMANN, J. P., 1889. — *Contributions à l'histoire naturelle de la racine des fougères*. Thèse, Lyon, 189 p., 5 pl.

NAYAR, B. K., 1961. — Ferns of India. I. Adiantum L. *Bull. Nat. Bot. Gard., India* 52 : 1-40.

NAYAR, B. K., 1962. — Studies in Pteridaceae. V. Contribution to the morphology of some species of the maidenhair ferns. *J. Linn. Soc. London, Bot.* 58, 372 : 185-199.

NICOLAS, P., 1976. — Contribution à l'étude morphologique et histologique de Adiantum capillus-veneris L. (Adiantaceae), Filicinée Leptosporangiée. *Naturalia Monspeliensia*, sér. Bot., 26 : 129-180, 9 pl.

NICOLAS, P., 1979. — A propos de la ramification de Adiantum hispidulum Sw. (Adiantaceae, Filicinée Leptosporangiée). *Naturalia Monspeliensia*, sér. Bot., 31 : 1-13, 2 pl.

NICOLAS, P., 1983*a*. — Contribution à l'étude du genre Hemionitis L. 1. Morphologie et anatomie de H. arifolia (Burm.) Moore (Adiantaceae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 5, section B, *Adansonia*, n° 1 : 109-120.

NICOLAS, P., 1983*b*. — Étude morpho-anatomique de Coniogramme japonica (Thunb.) Diels (Filicinée Leptosporangiée). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 5, section B, *Adansonia*, n° 2 : 189-198.

NICOLAS, P., 1984. — Contribution à l'étude du genre Hemionitis L. 2. Morphologie et anatomie de H. palmata L. (Adiantaceae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 6, section B, *Adansonia*, n° 3 : 359-367.

NICOLAS, P., 1985. — Contribution à l'étude du genre Hemionitis L. 3. La ramification de H. arifolia (Burm.) Moore (Adiantaceae) et conclusions générales relatives à ce genre. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 7, section B, *Adansonia*, n° 1 : 105-110.

OGURA, Y., 1938/1972. — *Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes*. Gebrüder Borntraeger ed., Berlin, Stuttgart, 502 p.

PRAKASH CHANDRA & IQBAL HASHIM, 1974. — Epidermal studies in some species of Adiantum L. *Proc. indian Acad. Sci., B, India* 79 (2) : 80-90.

ROTHSCHILD, J., 1868. — *Les Fougères*. Librairie de la Soc. bot. Fr., Rothschild ed., Paris, 2, 244 p., 81 pl.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Achevé d'imprimer le 29 novembre 1985.

Le Bulletin du 2e trimestre de l'année 1985 a été diffusé le 17 octobre 1985.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 003 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais depuis 1970, surtout, la revue est ouverte aux divers aspects des différentes disciplines.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, fusionnant en 1981 avec Adansonia ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE (BOTANIQUE)

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées.

T. 26. Diptérocarpacées. Taxonomie. Phylogénie. Écologie (Entretiens du Muséum, Paris, 14-17 juin 1977), 1979, 162 p., pl., fig.
T. 27. Palynologie et Climats (Entretiens du Muséum, Paris, 16-18 octobre 1979), 1980, 304 p., pl., fig.
T. 28. Roquebert, M.-F. Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques, 1981, 79 p., pl., fig., 4 tabl.
T. 29. Keddam-Malplanche, M. Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : morphologie et tendances évolutives, 1985, 109 p., 16 pl., fig., 18 tabl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

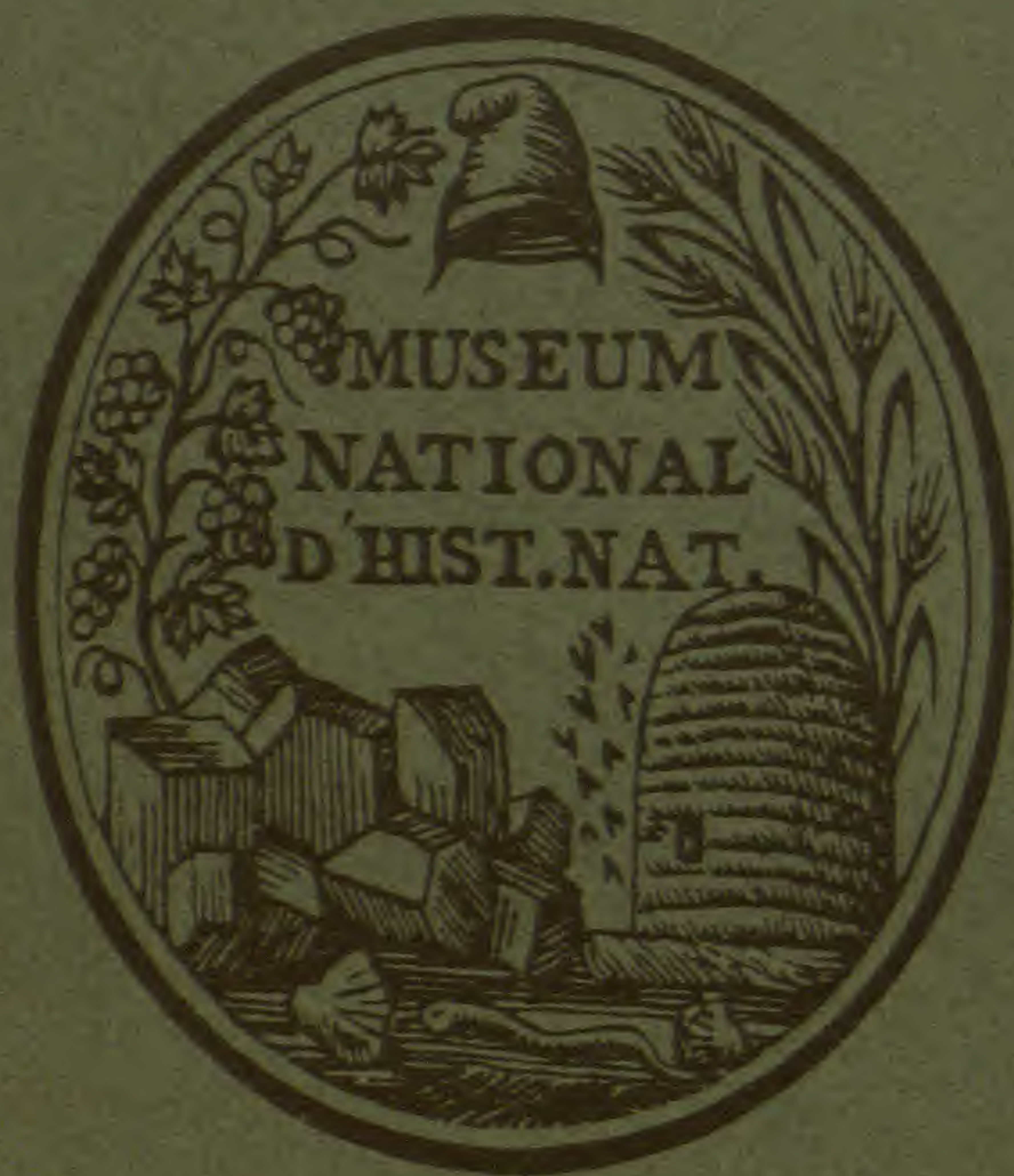
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- Flore de Madagascar et des Comores, 91 vol. parus.
- Flore du Gabon, 27 vol. parus.
- Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 22 vol. parus.
- Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 14 vol. parus.
- Flore du Cameroun, 27 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 331.35.21)

- Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SERIE T. 7 1985 N° 4

Octobre-Décembre 1985

MISSOURI BOTANICAL

JUN [illegible] 1986

GARDEN LIBRARY

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris
Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur J.-F. LEROY, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédaction : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc...

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 336.47.25. Ils sont examinés par le Comité de lecture et soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscule, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

ILLUSTRATIONS : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

TIRÉS-à-PART : 50 tirés-à-part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43-36-47-25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60.

Abonnements pour l'année 1985 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1260 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 780 F.
Section B : Adansonia, botanique : 360 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 250 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 7, 1985, section B, *ADANSONIA*, n° 4.

SOMMAIRE — *CONTENTS*

SCHOTSMAN, H. D. — Biologie florale des Callitriche (Callitrichaceae) : II. Étude sur quelques espèces d'Océanie 357

Floral biology of Callitriche (Callitrichaceae) : II. Study of some species from Oceania.

JACQUES-FÉLIX, H. — Organographie comparée des plantules de Zosteraceae et de Poaceae (Liliopsida) : Rapports phylogéniques entre ces deux familles 377

Comparative organography of seedlings of Zosteraceae and Poaceae (Liliopsida) : Phylogenetic correspondence between these two families.

FISHER, J. B. & WEEKS, C. L. — Tree architecture of Neea (Nyctaginaceae) : Geometry and simulation of branches and the presence of two different models 385

Architecture de l'arbre chez Neea (Nyctaginaceae) : Disposition géométrique et simulation des branches et présence de deux modèles différents.

BARABÉ, D., BROUILLET, L. & BERTRAND, C. — Les Bégonias à placentation pariétale : cas de Begonia masoniana Irmscher 403

Begonias with parietal placentation : The case of Begonia masoniana Irmscher.

RAKOTONDRAINIBE, F. — Les Ptéridophytes d'une forêt naturelle d'altitude à Madagascar (réserve spéciale d'Ambohitantely) : Étude floristique et répartition 415

Pteridophytes of an undisturbed, montane forest in Madagascar (the Ambohitantely reserve) : Floristic analysis and distributions.

BERG, C. C. — Studies on the Flora of the Guianas 16. A new species of Pilea (Urticaceae) from French Guiana 429

Études sur la flore des Guyanes 16. Une nouvelle espèce de Pilea (Urticaceae) de Guyane française.

ALLORGE, L. — Contribution à l'étude des graines des Apocynaceae-Tabernaemontanoideae : Origine de l'arille et ornementation du tégument séminal 433

Contribution to the study of seeds of Apocynaceae-Tabernaemontanoideae : Origin of the aril and ornamentation of the seed-coat.

McPherson, G. — The identity of Leucopogon violaceospicatus Guillaumin (Epacridaceae) and its transfer to the genus Styphelia.................................. 453

L'identité de Leucopogon violaceospicatus Guillaumin (Epacridaceae) et son transfert dans le genre Styphelia.

de Souza, S. & Houngnon, P. — Cissus populnea Guill. & Perr. (Vitaceae) en République Populaire du Bénin.. 457

Cissus populnea Guill. & Perr. (Vitaceae) in the Popular Republic of Benin.

Revue bibliographique. 469

Reviews.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 4 : 357-375.

Biologie florale des *Callitriche* (*Callitrichaceae*) :
II. Étude sur quelques espèces d'Océanie

H. D. Schotsman

Résumé : Les stades principaux du développement floral et de la pollinisation ont été décrits pour 3 espèces terrestres : *C. muelleri* Sonder, *C. sonderi* Hegelm. et *C. capricorni* Mason. L'observation faite par Colenso (1888) chez *C. muelleri*, relative à la forme trilobée de l'anthère, se confirme. Chez les 3 espèces, la fleur ♂ (1 étamine) et la fleur ♀ sont étroitement appliquées l'une contre l'autre, de sorte que l'anthère et les 2 stigmates se touchent dès les jeunes stades. Les anthères, trilobées, triloculaires, à lobe adaxial voûté en casque, s'ouvrent sur l'avant. Les 2 valves s'écartent largement. La columelle est réduite (*C. sonderi*) ou absente. *C. cycloptera* Schotsm. a quelques caractères floraux en commun avec ces espèces. Cependant, l'anthère se rapproche, par sa morphologie externe et par le nombre de ses loges (4), du modèle qui nous paraît actuellement comme le plus fréquent dans le genre. Chez les 4 espèces, la pollinisation, aérienne sur les échantillons d'herbier étudiés, s'effectue par contact entre les 2 stigmates et le pollen libéré derrière ceux-ci. Il s'agit donc de la géitonogamie obligatoire. Le pourcentage de méricarpes développés, estimé chez *C. muelleri* et *C. capricorni*, atteint une valeur élevée (respectivement 83,3 et 86,3). Les espèces, probablement toutes des endémiques, occupent des aires restreintes en Océanie. Plusieurs caractères floraux des 4 espèces ainsi que leurs mécanismes de pollinisation n'avaient jamais été observés dans le genre *Callitriche.*

Summary : The principal stages of floral development and pollination are described in 3 terrestrial species : *C. muelleri* Sonder, *C. sonderi* Hegelm. and *C. capricorni* Mason. The observation by Colenso (1888) concerning the trilobed shape of the anther of *C. muelleri* is confirmed. The ♂ flower (1 stamen) and the ♀ flower of the 3 species lie against each other, such that the anther and stigmata are in contact from early stages of development. The adaxial lobe of the trilobed and trilocular anthers is vaulted ; the anthers dehisce abaxially. The 2 valves open widely after dehiscence. The columella is reduced (*C. sonderi*) or absent. *C. cycloptera* Schotsm. has some floral characters in common with these species. However, the anther is, by its external morphology and by its 4 loculi, more similar to the model which seems to be the most frequent one within the genus. The pollination of the 4 species, aerial on the dry specimens studied, is achieved by contact between the 2 stigmata and the pollen released behind them : they are obligately geitonogamous. The percentage of well developed mericarps, estimated from specimens of *C. muelleri* and *C. capricorni*, is high (83.3 and 86.3 respectively). The species, probably all endemics, occupy restricted areas in Oceania. Several floral characters as well as pollination mechanisms have not been recorded so far within the genus *Callitriche.*

Henriette D. Schotsman, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Lors de nos études sur les Callitriches australiennes, nous avons trouvé, chez 3 espèces terrestres, des caractères floraux très différents de ceux que possèdent les autres espèces du genre étudiées par nous jusqu'à ce jour. Il s'agit de *Callitriche capricorni* Mason, *C. muelleri* Sonder et *C. sonderi* Hegelm. Ces trois Callitriches se trouvent en Australie orientale ; *C. muelleri* est, en outre, répandu dans quelques îles à l'est de l'Australie (MASON, 1959 ; SCHOTSMAN, études d'herbier).

Hormis quelques observations importantes de COLENSO, les descriptions de *C. muelleri* (SONDER, 1856 ; HEGELMAIER, 1864 : sous le binôme *C. macropteryx* ; COLENSO, 1888 : sous le binôme *C. microphylla*) donnent très peu de détails sur les caractères floraux ; ceci vaut également pour les descriptions publiées plus récemment dans des articles ou dans des flores (CHEESEMAN, 1906 ; ALLAN, 1961 ; MASON, 1959 ; ASTON, 1973 ; ORCHARD, 1980).

La plupart des auteurs ont observé que la fleur mâle et la fleur femelle se trouvent ensemble dans une aisselle foliaire ; ALLAN ajoute : « on very short peduncles », mais aucun ne précise cette disposition. D'après SONDER, les bractéoles font défaut. COLENSO est le seul qui ait remarqué la forme inhabituelle de l'anthère : « anther sub-trilobed ». Cet auteur nota aussi que les stigmates de *C. muelleri*, « short and obtuse », diffèrent des stigmates très longs « acuminate and acute » d'autres espèces du genre.

Le pollen a été étudié par MASON (1959) et par MOAR (1960).

Les descriptions de *C. sonderi* (HEGELMAIER, 1867 ; MASON, 1959 ; ASTON, 1973) et de *C. capricorni* (MASON, 1959 ; ASTON, 1973) donnent, elles aussi, peu d'informations sur les caractères floraux. MASON ainsi que ASTON mentionnent seulement la longueur très réduite des stigmates et la présence des bractéoles.

Notons enfin que, à notre connaissance, aucun auteur ne fait allusion au développement de l'anthère, à sa déhiscence et au mode de pollinisation.

Pour essayer de comprendre le mécanisme de la pollinisation chez les trois espèces, il était nécessaire de connaître en détail le développement des fleurs mâles et des fleurs femelles et de savoir où se situe, au moment de la déhiscence de l'anthère, la fente de l'ouverture par rapport aux stigmates. Dans ce but, nous avons étudié, surtout chez *C. muelleri*, des séries de fleurs depuis un stade très jeune jusqu'au stade correspondant à l'anthère complètement vidée.

Par ailleurs, nous nous sommes demandée s'il existe d'autres Callitriches terrestres possédant des caractères floraux voisins de ceux des 3 espèces australiennes. Pour répondre à cette question, nous avons examiné des fleurs de plusieurs espèces provenant de diverses parties du Monde. Lors de cette étude, il s'est avéré que *C. cycloptera* Schotsm. (SCHOTSMAN, 1985), provenant de Papoua-Nouvelle-Guinée, offre un intérêt particulier. Pour cette raison, nous avons incorporé, dans le présent article, les résultats de nos observations sur le mode de la pollinisation de cette espèce.

Les principaux sujets traités sont les suivants :

a) Pour *C. muelleri, C. sonderi, C. capricorni* :

— disposition de la fleur mâle par rapport à la fleur femelle ; trajet des faisceaux floraux ;
— fleur mâle : développement de l'anthère et orientation par rapport aux stigmates ; position des valves après la déhiscence ;
— fleur femelle : caractères morphologiques du pédoncule (*C. muelleri*), développement et orientation des stigmates ;
— pollinisation : mécanisme, nombre de grains de pollen sur les stigmates ;
— pourcentage de méricarpes développés (*C. muelleri, C. sonderi*).

b) Pour *C. cycloptera* :

— fleur mâle : morphologie de l'anthère ; orientation de l'anthère par rapport aux stigmates au moment de la déhiscence ; position des valves après la déhiscence ;
— mécanisme de la pollinisation.

L'ensemble des résultats sont ensuite commentés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

N'ayant pas de plantes vivantes florifères à notre disposition, nous avons effectué l'étude sur du matériel d'herbier. Grâce à la faible dimension des fleurs et la longueur très réduite de l'étamine et des stigmates, les parties florales restent en bonne position et ne se brisent pas.

1. *C. muelleri* Sonder

MacKee 9858, 12624, 13347, Nouvelle-Calédonie, P.

De beaux échantillons, soigneusement séchés, nous ont permis de faire des observations sur plusieurs séries complètes de stades successifs du développement floral et d'étudier la position de l'anthère par rapport aux stigmates avant, pendant et après la pollinisation.

Nombre de fleurs examinées ca. 75. Pour ne pas abîmer trop de matériel, nous avons estimé, sur le matériel sec, le nombre de fruits développés et non développés, correspondant à 330.

Les résultats de l'étude des caractères floraux ont été vérifiés sur plusieurs échantillons de provenance australienne. Quelques anomalies florales ont été étudiées, notamment sur l'échantillon « Myall River, Bulladelah, 9 — 1924 » (MEL).

Étant donné que *C. capricorni* et *C. sonderi* montrent plusieurs aspects analogues à ceux de *C. muelleri*, nous avons noté, pour ces deux espèces, surtout les caractères et les dispositions des fleurs par lesquels elles se distinguent de *C. muelleri*.

2. *C. capricorni* Mason

Bailey s.n., 1874 (BRI 000151), holotype. Espèce très rare.

Nous avons fait quelques préparations des fleurs présentes dans un sachet accompagnant le matériel (ca. 10 fleurs de différents âges). Pour conserver intacts les échantillons précieux, nous avons effectué une estimation des fruits développés et non développés sur le matériel sec, correspondant à 75.

3. *C. sonderi* Hegelm.

Matériel peu abondant. Nous avons examiné notamment les échantillons suivants : *Packe s.n.*, 1949 (MEL 15182) ; *Pike s.n.*, 1973, Queensland Hb. (BRI 164625)) ; *Eichler 12328*, 1956 (AD 95708098).

4. *C. cycloptera* Schotsm.

Veldkamp & Stevens s.n., 1972 (L 301101) ; *Veldkamp & Stevens 5594*, 1972 (L 249923). Espèce très rare ; matériel peu abondant. Pour la description de cette espèce et de ses localités (Papoua-Nouvelle-Guinée), voir SCHOTSMAN (1985).

Collections d'Herbier

Les collections suivantes ont été consultées : AD ; BRI ; CANB ; HO ; K ; KIRSTENBOSCH ; L ; MEL ; NH ; NSW ; P ; PERTH. (Abréviations d'après : Index Herbariorum, part I, The Herbaria of the World. Ed. 7, 1981).

Méthodes

Fleurs et jeunes fruits ont été colorés au carmin et au vert d'iode. La même coloration a été utilisée pour rendre visible le trajet des faisceaux caulinaires, foliaires et floraux. Les préparations entre lame et lamelle ont un inconvénient : les complexes floraux se placent le plus souvent tous dans la même position, de sorte qu'on les voit seulement de côté. Pour mieux comprendre notamment la disposition de l'anthère par rapport aux stigmates nous avons aussi étudié les complexes floraux placés dans la glycérine ou dans un mélange de glycérine-gélatine plus ou moins liquide ; ceci nous a permis de les manipuler, de les observer et de les dessiner sous tous les angles.

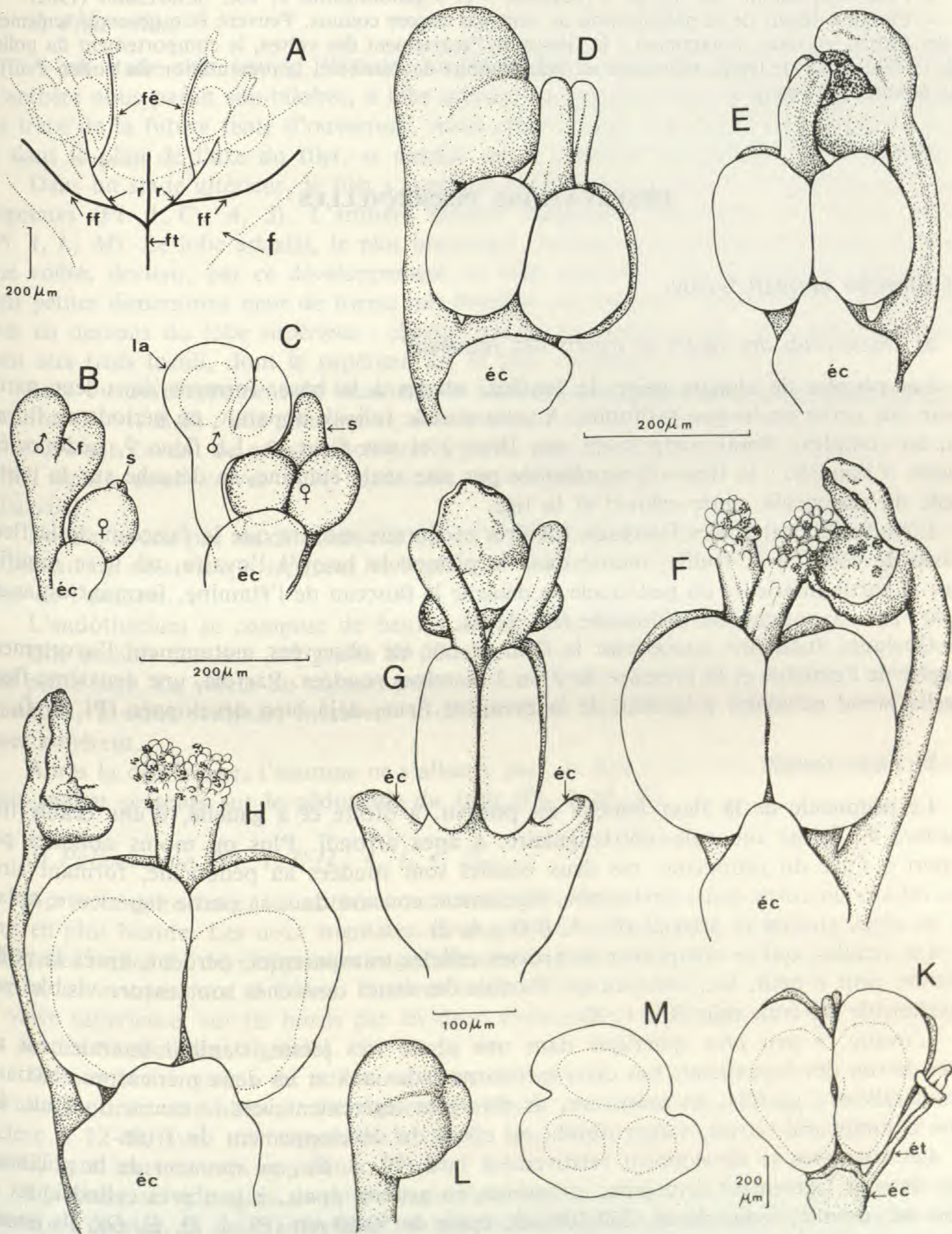
Les aires de distribution de *C. sonderi*, *C. muelleri* et *C. capricorni* ont été délimitées d'après les données publiées par MASON (1959), ASTON (1973), ORCHARD (1980) et d'après nos études d'herbier.

Remarques

— L'ancienne sous-division du genre en 3 sections soulève actuellement de sérieux problèmes. Pour cette raison, nous n'avons pas adopté la section *Micro-Callitriche* de FASSETT (1951) dans laquelle cet auteur avait réuni des espèces terrestres d'Amérique. Nous considérons ici comme « espèces terrestres » celles qui vivent sur du sol plus ou moins humide, à port gazonnant et à feuilles de petites dimensions dont la forme est peu variable. Même si certaines espèces subissent parfois des inondations, elles ne présentent pas de feuilles linéaires ou de rosettes flottantes pendant cette période d'immersion ; elles ne montrent donc jamais la plasticité végétative connue chez des espèces amphibies (SCHOTSMAN, 1967), chez *C. lusitanica* (SCHOTSMAN, 1982) et *C. lenisulca* (SCHOTSMAN & ANDREAS, 1974). Ce groupe d'espèces ne représente pas une section ou une autre entité taxonomique conformément à l'Art. 4 du Code Int. de la Nomenclature Botanique, 1983.

— On peut concevoir le complexe floral, présent à l'aisselle foliaire, de différentes façons. En l'état actuel de nos connaissances, il nous paraît le plus probable que c'est la fleur femelle, pédonculée, qui prend naissance à l'aisselle et que l'étamine se détache dans la partie basale du pédoncule sur le côté adaxial de celui-ci. Ce point de vue est donc adopté dans cet article.

Pl. 1. — **Callitriche muelleri** (*MacKee 12624*, P) : **A**, trajet des faisceaux (en trait plein) dans une paire de feuilles florifères ; au centre, faisceau de la tige (ft) ; en bas, à droite et à gauche, faisceaux foliaires (ff) et ramifications vers les ovaires (r) ; sur le faisceau de chaque fleur ♀ se détache celui d'une étamine (fé) ; en pointillé, bases soudées des deux feuilles (f) et les fleurs ; ramifications dans l'ovaire non représentées. — **B-K**, série des stades successifs du développement floral. **B**, stade très jeune ; l'étamine (à gauche) se détache sur le pédoncule de la fleur ♀ ; apparition des stigmates (s) ; trace de la fente (f) de l'ouverture de l'anthère encore dans le plan du filet ; éc : écaille ; vue latérale ; **C**, stade plus avancé ; deux loges de l'anthère (en pointillé) visibles par transparence ; lobe adaxial (la) de l'anthère se développant en casque voûté et devenant le lobe supérieur ; stigmates appliqués aux lobes inférieurs ; vue latérale ; **D**, stade précédent de peu la pollinisation ; casque du lobe supérieur très développé, fente de déhiscence proche des 2 stigmates ; vue latérale ; **E**, déhiscence de l'anthère, séparant les 2 valves ; pollinisation ; stigmates courbés en arrière ; vue latérale ; **F**, stade suivant la pollinisation ; valves largement écartées ; vue latérale ; **G**, *ibid.* ; anthère vide ; noter le corps à peu près naviculaire formé par le pédoncule et les 2 écailles (éc) ; vue de face ; **H**, stade plus avancé que le stade F ; stigmates dressés, divergents ; fruit en développement ; vue latérale ; **K**, jeune fruit ; restes des stigmates ; sur le pédoncule : l'étamine (ét) et reste de l'écaille (éc) desséchés ; vue latérale ; **L**, anthère trilobée ; **M**, les 3 loges de l'anthère, visibles par transparence ; vue de face. Figures D, E et G : papilles non représentées.


A
fé
ff
r
r
ff
ft
f
200 µm
B
♂
f
s
♀
éc
C
la
s
♂
♀
éc
D
éc
E
éc
200 µm
200 µm
F
éc
G
éc
éc
100 µm
H
éc
K
ét
éc
200 µm
L
M

— Pour l'explication des termes « columelle » et « géitonogamie », voir SCHOTSMAN (1982).

— Certains détails de la pollinisation ne sont pas encore connus. Peuvent être observés seulement sur des plantes vivantes, notamment : la vitesse de l'écartement des valves, le comportement du pollen après la déhiscence, le temps nécessaire au vide complet de l'anthère, la présentation du pollen à différents niveaux (air, eau), ...

OBSERVATIONS PERSONNELLES

1. **Callitriche muelleri** Sonder

a) *Disposition des fleurs et trajets des faisceaux*

Les pétioles de chaque paire de feuilles, soudés à la base, forment dans leur partie basale une petite poche peu profonde. A cette aisselle foliaire apparaît, en période de floraison, un complexe floral comprenant une fleur ♀ et une fleur ♂. La fleur ♀, pédonculée, s'insère à l'aisselle ; la fleur ♂, représentée par une seule étamine, se détache sur la partie basale du pédoncule, entre celui-ci et la tige.

L'étude des trajets des faisceaux foliaires et floraux montre que le faisceau de la fleur ♀, issu de celui de la feuille, monte dans le pédoncule jusqu'à l'ovaire, où il se ramifie. Dans la partie inférieure du pédoncule se détache le faisceau de l'étamine, formant un angle de 40° env. avec celui du pédoncule (Pl. 1, *A*).

Quelques anomalies concernant la fleur ♂ ont été observées, notamment l'avortement complet de l'étamine et la présence de 2 ou 3 étamines soudées. Parfois, une deuxième fleur femelle prend naissance à la base de la première fleur, déjà bien développée (Pl. 4, *1*).

b) *Fleur femelle*

Le pédoncule de la fleur femelle est pourvu, à droite et à gauche, d'une écaille très charnue, de forme subovale-subtriangulaire, à apex arrondi. Plus ou moins obliques par rapport à l'axe du pédoncule, ces deux écailles sont soudées au pédoncule, formant ainsi avec celui-ci un corps quasi naviculaire, légèrement concave dans sa partie supérieure, aplati sur les côtés abaxial et adaxial (Pl. 1, *B-G* ; 4, *2*).

Les écailles, qui se composent de grosses cellules transparentes, perdent, après la pollinisation, petit à petit, leur consistance. Parfois des restes desséchés sont encore visibles sur le pédoncule du fruit mûr (Pl. 1, *K*).

L'ovaire, à peu près sphérique dans une phase très jeune, s'aplatit latéralement au cours de son développement. Les deux méricarpes adaxiaux et les deux méricarpes abaxiaux sont parallèles ; parfois, en mûrissant, ils divergent légèrement vers le centre du fruit. Le sillon commissural, étroit, s'approfondit au cours du développement du fruit.

Les stigmates se développent relativement tard (Pl. 1, *B*) ; au moment de la pollinisation, ils sont légèrement divergents et courbés en arrière, épais, à peu près cylindriques et obtus au sommet, longs de ca. 250-300 μm, épais de 50-60 μm (Pl. 1, *D, E, G*). Ils possèdent, surtout dans leur partie supérieure, de grosses papilles. Le faisceau de chaque stigmate se termine à peu près aux 2/3 de sa longueur.

c) *Fleur mâle*

A un stade très jeune, l'étamine, à filet court, est à peu près dressée (Pl. 1, *B*). L'anthère nous paraît sub-bilobée, à lobe adaxial un peu plus important que le lobe abaxial. La trace de la future fente d'ouverture, située dans le plan transversal par rapport à la tige et dans le plan de l'axe du filet, se dessine sur le pourtour en passant par le sommet.

Dans un stade ultérieur, le filet s'applique étroitement à l'ovaire et l'anthère aux jeunes stigmates (Pl. 1, *C* ; 4, *3*). L'anthère montre maintenant nettement une forme trilobée (Pl. 1, *L, M*). Le lobe adaxial, le plus important, prenant graduellement la forme d'un casque voûté, devient, par ce développement, le lobe supérieur. Les deux lobes abaxiaux, de plus petites dimensions mais de forme très bombée, se trouvent l'un à côté de l'autre, à peu près en dessous du lobe supérieur ; chacun touche un stigmate. Les trois lobes correspondent aux trois loculi, dont le supérieur est le plus volumineux (Pl. 1, *M*).

Lors du développement de l'anthère, la ligne de la future fente change petit à petit de position (Pl. 1, *B-E*) ; elle s'incline et, à la maturité de l'anthère, juste avant la déhiscence, se trouve sur l'avant de celle-ci, derrière la partie supérieure des stigmates. A l'ouverture, la fente sépare deux valves : la supérieure, monolobée (adaxiale) et l'inférieure, bilobée (abaxiale).

Nous n'avons pas vu de columelle dans l'anthère ouverte (Pl. 1, *F, G*) ; quelques restes seulement de cloisons qui séparent les loges sont visibles. Le faisceau du filet se termine à la base de l'anthère.

L'endothécium se compose de hautes cellules pourvues d'épaississements.

Une anthère contient 200 grains de pollen environ : 80-100 dans la grande loge, 50 dans une petite loge. La valeur du rapport pollen/ovule s'élève donc à 50. Les grains, sphériques, jaunâtres, à exine sculptée, mesurent 15-20 μm (voir aussi Moar, 1960). Le pollen paraît assez cohérent.

Après la déhiscence, l'étamine ne s'allonge pas ; le filet et les deux valves se dessèchent, mais restent présents sur le pédoncule du fruit (Pl. 1, *H, K*).

d) *Pollinisation* (Pl. 1, *E-H* ; 4, *1, 4, 5*).

Après la déhiscence, les anthères montrent, lors des stades suivants, une ouverture de plus en plus béante. Les deux stigmates, divergents, sont légèrement courbés en arrière. Les différents stades du développement suggèrent que la masse de pollen sort au fur et à mesure que la valve supérieure se dresse. Pendant ce processus, le pollen est entouré : en haut par la valve supérieure, sur les bords par les deux stigmates et en bas par la valve inférieure et les parties basales des stigmates.

De nombreux grains de pollen adhèrent aux parties papilleuses des stigmates, même parfois sur leur côté abaxial. Le nombre de grains par stigmate (compté après coloration) s'élève à 12-40, avec une moyenne de 20-30. Des tubes polliniques, entrés dans les stigmates, sont souvent très apparents.

L'anthère se vide quasi complètement. A ce stade, après la pollinisation, la valve supérieure est dressée, la valve inférieure un peu inclinée vers le bas, et le filet s'est insensiblement éloigné de l'ovaire. Sur le jeune fruit, les stigmates, tout en restant divergents, ne sont plus courbés en arrière mais se trouvent dans le plan transversal du fruit.

e) *Estimation du rendement*

Comptages sur échantillons à sec (voir Matériel et méthodes) :
— Nombre de fruits bien développés et non développés : 330
— Nombre potentiel de méricarpes : 1320
— Nombre de méricarpes développés : 1100
— Pourcentage de méricarpes développés : 83,3

2. Callitriche sonderi Hegelm.

a) *Disposition des fleurs et trajets des faisceaux*

Semblables à ceux de *C. muelleri.*

b) *Fleur femelle*

Pédoncule muni de deux bractéoles membraneuses, blanches (Pl. 2, *A, B* ; 3, *1*). Stigmates, vus de côté (avant le développement des papilles), oblongs, à partie basale en coin, ultérieurement à peu près cylindriques, graduellement rétrécis vers le sommet obtus, lors de la pollinisation recourbés en arrière, longs de 250-300 μm. Papilles volumineuses. Faisceau du stigmate se terminant à 1/3 ou 1/2 de la longueur du stigmate. Après la pollinisation, les stigmates restent parfois courbés ou réfléchis en arrière et peuvent s'allonger jusqu'à 400 μm.

c) *Fleur mâle*

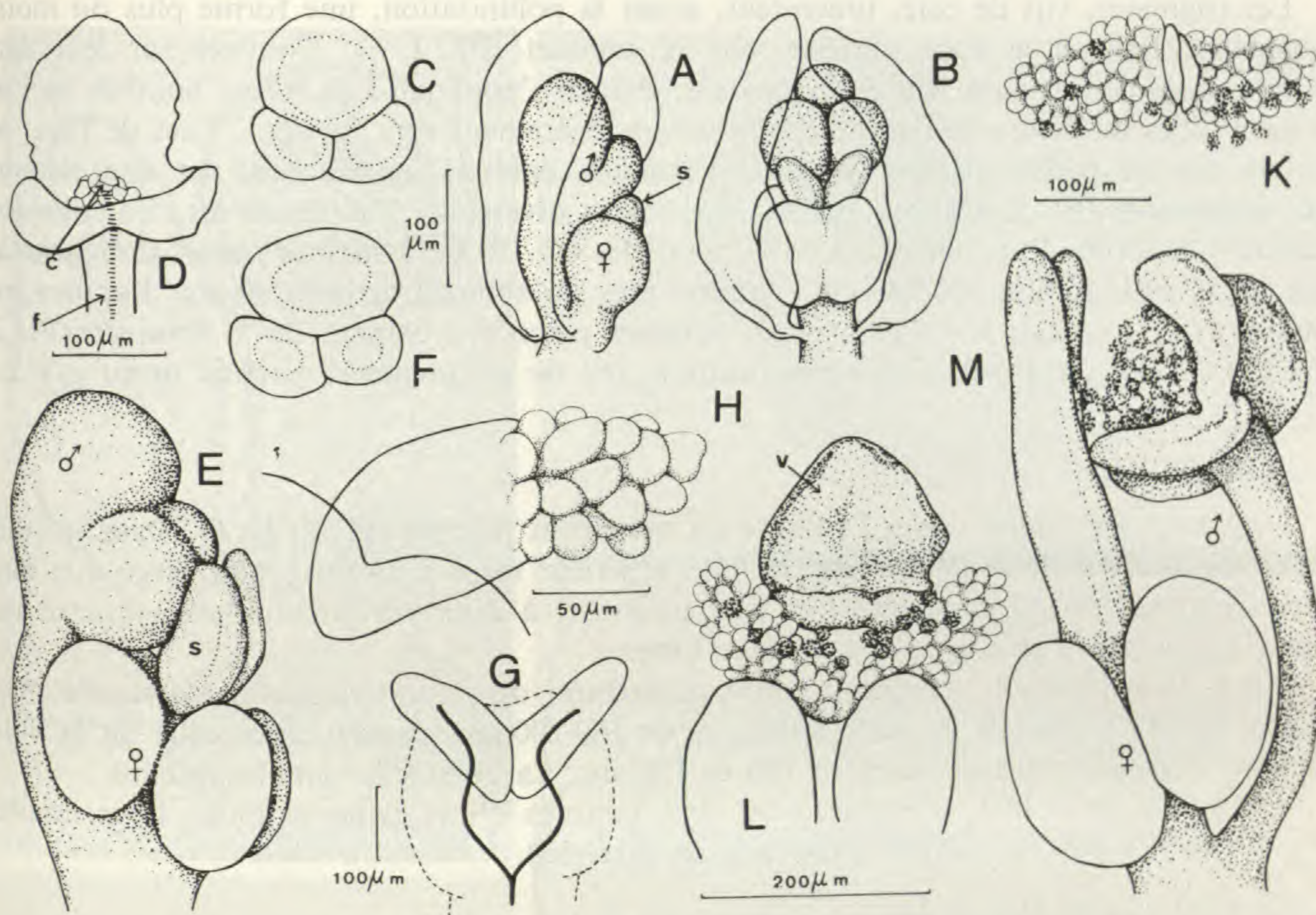
Anthère très jeune déjà trilobée (Pl. 2, *B, C* ; 3, *1*) ; lobes, à ce stade, de dimensions peu différentes. Après la déhiscence : valve inférieure large de 180 μm ; valve supérieure large de 120-140 μm, haute de 120 μm. Position de l'anthère par rapport aux stigmates semblable à celle de *C. muelleri*. Ouverture de l'anthère et position des valves après la déhiscence analogues à celles de *C. muelleri.*

Le filet se termine à l'intérieur de l'anthère par une columelle (voir SCHOTSMAN, 1982) bien visible, même après la déhiscence (Pl. 2, *D*). Cette columelle, vue d'en haut circulaire, est de très faible hauteur ; elle se compose de cellules transparentes et assez volumineuses. L'extrémité du faisceau de l'étamine se trouve dans la columelle.

Grains de pollen déjà formés dans de très jeunes anthères, jaunâtres, à exine sculptée. Nombre par anthère ca. 100. La valeur du rapport pollen/ovule s'élève donc à 25.

d) *Pollinisation* (Pl. 3, *2*).

Semblable à celle de *C. muelleri*, mais les stigmates sont un peu plus longs et plus courbés en arrière. Nombre total de grains de pollen présents sur les deux stigmates d'une fleur : entre 4 et 23 (comptage sur 9 fleurs). Plusieurs tubes polliniques visibles.



Pl. 2. — **Callitriche sonderi** (*Packe s.n.*, 1949, MEL) : **A**, complexe floral très jeune, comprenant 1 fleur ♀ et 1 fleur ♂ entre 2 bractéoles membraneuses ; début du développement des stigmates (s) ; vue latérale ; **B**, stade ultérieur ; vue de face ; **C**, anthère trilobée, les 3 loges visibles par transparence ; vue de face ; **D**, anthère vide, à columelle (c) de faible hauteur ; trajet du faisceau (f) du filet se terminant dans la columelle ; vue de face. — **C. capricorni** (holotype, BRI) : **E**, stade précédant de peu la pollinisation ; complexe floral comprenant 1 fleur ♂ et 1 fleur ♀ ; anthère trilobée, à fente de déhiscence déjà à peu près horizontale ; stigmates (s) en développement, appliqués aux lobes de la valve inférieure de l'anthère ; papilles pas encore développés ; noter la position oblique de l'ovaire ; bractéoles non représentées ; vue latérale ; **F**, anthère trilobée, les 3 loges visibles par transparence ; vue de face ; **G**, moitié adaxiale d'un jeune ovaire (en pointillé) avec les 2 stigmates et les trajets de leurs faisceaux ; parties basales des faces internes des stigmates en contact ; vue par la face interne ; **H**, un stigmate ; papilles supérieures et pourtour supérieur de la moitié latérale de l'ovaire ; face adaxiale du stigmate au-dessous ; vue latérale ; **K**, stigmates et papilles après la pollinisation ; quelques grains de pollen ; vue d'en haut ; **L**, position de l'anthère vide et des 2 stigmates après la pollinisation ; valve supérieure (v) dressée ; quelques grains de pollen ; vue de face. — **C. cycloptera** (*Veldkamp & Stevens 5594*, L) : **M**, complexe florale comprenant 1 fleur ♀ et 1 fleur ♂ au moment de la pollinisation ; papilles non représentées ; vue latérale.

3. **Callitriche capricorni** Mason

a) *Disposition des fleurs et trajets des faisceaux*

Semblables à ceux de *C. muelleri*.

b) *Fleur femelle*

Le pédoncule porte, à droite et à gauche, une bractéole mince et blanchâtre, composée de cellules à parois ondulées.

Les stigmates, vus de côté, présentent, avant la pollinisation, une forme plus ou moins triangulaire, large à la base, rétrécie vers le sommet (Pl. 2, *E*). Convexe sur leur face abaxiale, mais concave sur leur face adaxiale, chacun s'applique à la forme bombée de l'un des deux lobes inférieurs de l'anthère, s'orientant légèrement vers l'arrière. Vues de face, on constate que les parties basales des deux stigmates, épaisses, se touchent sur une distance assez importante (Pl. 2, *G*) ; les parties supérieures divergent. Vus de dessus, les stigmates présentent la forme d'une langue, à côtés parallèles (Pl. 2, *K*), à surface plane. Longueur au stade de la pollinisation 200-220 μm ; largeur près du sommet arrondi 90 μm. Papilles très volumineuses, couvrant les stigmates du sommet jusqu'à proximité de la jointure (Pl. 2, *H, K*). Faisceau du stigmate montant jusqu'à 1/2 de la longueur, parfois jusqu'aux 2/3 (Pl. 2, *G*).

c) *Fleur mâle*

Déjà à un très jeune stade, l'anthère est nettement trilobée (Pl. 2, *E, F*). Dans le stade proche du moment de la déhiscence, le lobe supérieur est, vu de face, plus large que haut (respectivement 140 μm et 90 μm) ; le lobe inférieur, à deux parties bombées, montre une largeur à peu près égale à celle de l'autre lobe.

Après la déhiscence, lorsque la valve supérieure, de forme triangulaire arrondie, s'est dressée, la largeur basale de cette valve est de 180-200 μm, égalant ainsi celle de la valve inférieure ; sa hauteur mesure entre 100 et 120 μm. La columelle semble absente.

Les grains de pollen, subsphériques, sont pourvus d'une exine sculptée. Leur nombre par anthère n'a pas été compté (trop peu de matériel).

d) *Pollinisation* (Pl. 2, *L*).

Ressemble à celle de *C. muelleri*. La masse de pollen, libérée après la déhiscence, touche surtout les papilles du sommet des 2 stigmates et celles de leurs faces internes et assez planes (Pl. 2, *H*). Les stigmates ne restent pas courbés après la pollinisation.

e) *Estimation du rendement*

Comptages sur échantillons secs :

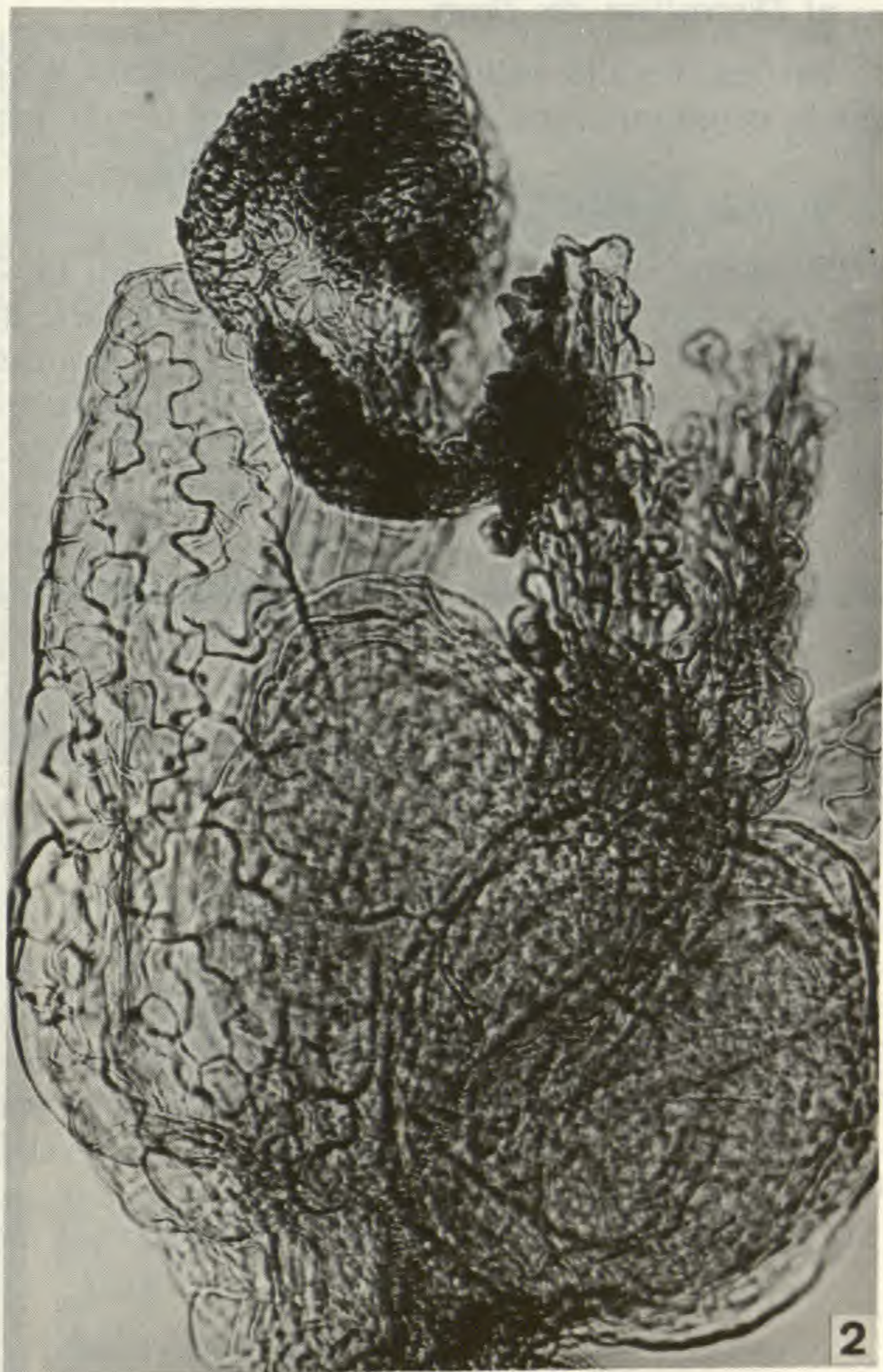
— Nombre de fruits réussis et non réussis : 75
— Nombre potentiel de méricarpes : 300
— Nombre de méricarpes réussis : 259
— Pourcentage de méricarpes réussis : 86,3

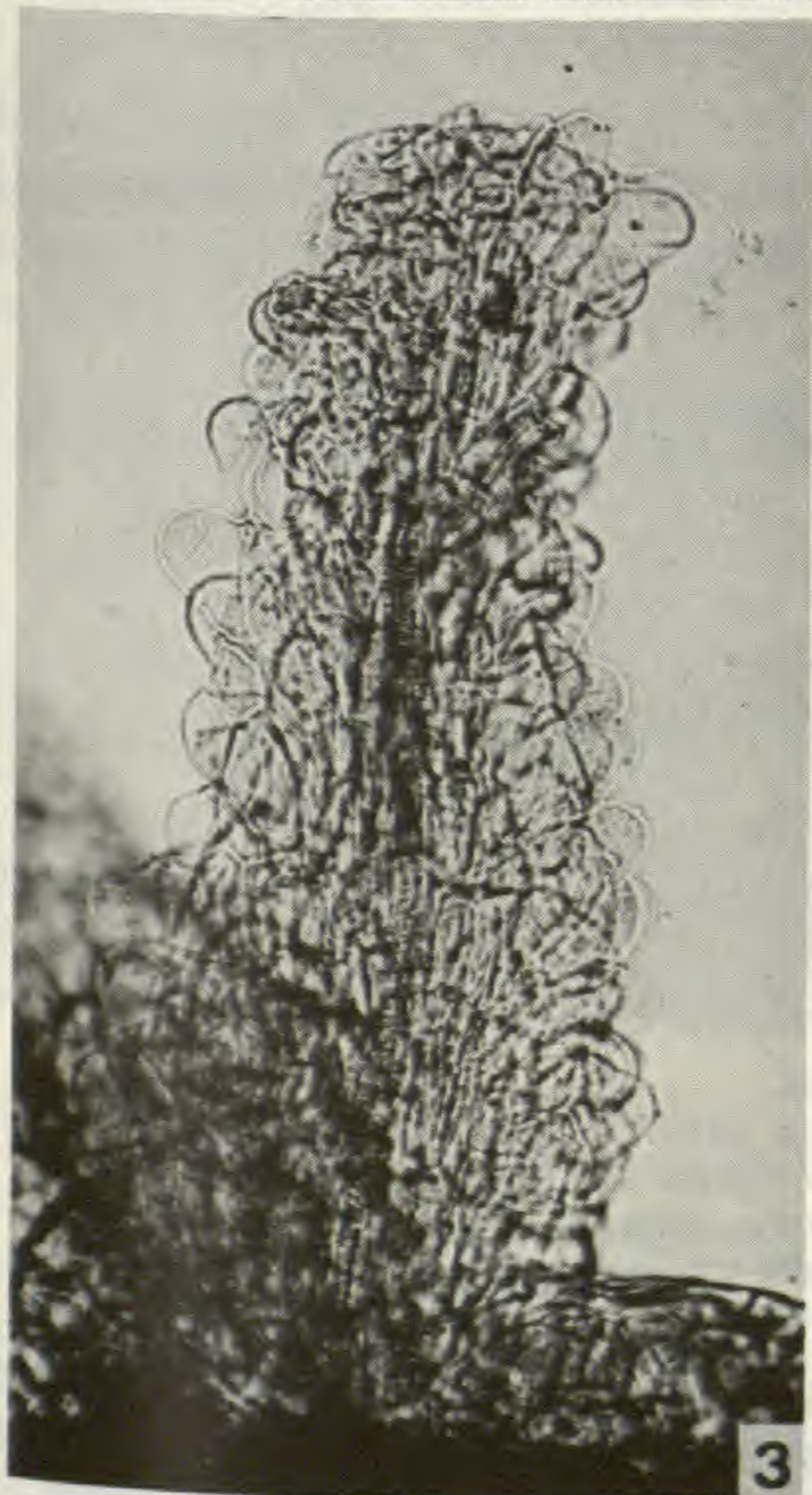
4. Callitriche cycloptera Schotsm.

Pour faciliter la comparaison des caractères floraux avec ceux des trois autres espèces, nous reprenons ci-dessous quelques caractères importants en ajoutant des précisions non publiées dans un article précédent (SCHOTSMAN, 1985).

Pl. 3. — **Callitriche sonderi** : **1**, jeune stade de l'étamine ; anthère trilobée, les 3 loges contiennent du pollen ; à gauche, bractéole membraneuse ; vue de face ; **2**, fin de la pollinisation ; anthère largement ouverte, à peu près vide ; stigmates encore inclinés en arrière vers l'anthère ; grains de pollen adhérant aux stigmates. — **C. cycloptera** : **3**, stigmate à papilles volumineuses ; **4**, pollinisation ; masse de pollen en contact avec les stigmates ; vue latérale.


1


2


3


4

a) *Disposition des fleurs*

La fleur femelle, pédonculée, prend naissance à l'aisselle foliaire ; l'étamine se détache dans la partie inférieure du pédoncule, sur le côté adaxial.

b) *Fleur femelle*

Stigmates au stade de la pollinisation à peu près cylindriques, insensiblement rétrécis vers le sommet arrondi, plus ou moins rapprochés, dressés ou très légèrement courbés en arrrière, longs de 400 μm, larges de 80 μm au sommet. Papilles volumineuses, à peu près sur toute la longueur (Pl. 3, *3*).

c) *Fleur mâle*

Étamine au moment de la déhiscence de l'anthère légèrement courbée vers l'avant, suivant à peu près la courbure de l'ovaire, sans s'appliquer sur celui-ci ou se loger dans le sillon ; il reste donc un petit espace entre l'ovaire et le filet. Filet long de 600 μm, large de 50-60 μm, élargi vers le sommet. L'anthère épaisse, est, vue de face, faiblement réniforme, large de 270 μm, haute de 200 μm, épaisse de 200 μm ; elle se compose de 4 loculi. La fente de déhiscence, située dans un plan transversal par rapport à la tige, suit le pourtour de l'anthère en passant par son sommet. Columelle insignifiante.

Le pollen nous paraît assez cohérent.

d) *Pollinisation* (Pl. 2, *M* ; 3, *4*).

La courbure du filet de l'étamine est telle que, au moment de la déhiscence de l'anthère, la fente se trouve derrière les stigmates, un peu au-dessous de leur sommet. La masse de pollen, libérée entre les valves de plus en plus écartées, touche ainsi les stigmates. L'anthère se vide complètement. A ce stade, les 2 valves, très écartées, peuvent former entre elles un angle de 150-180°.

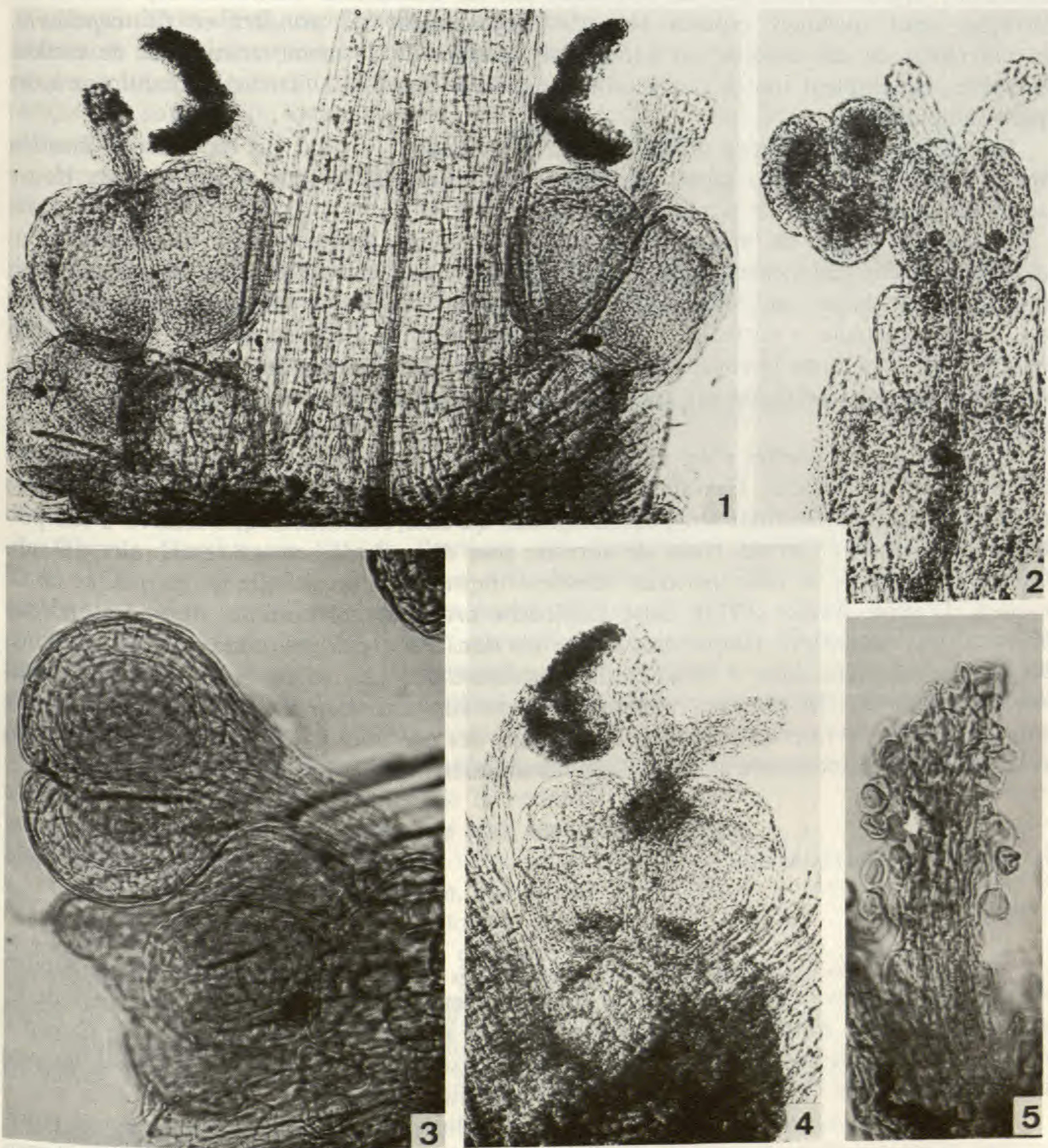
DISCUSSION

I. Disposition des fleurs

Les dispositions florales, chez les quatre espèces étudiées, se ressemblent : l'étamine se détache sur le pédoncule de la fleur femelle et la vascularisation est identique. Cette disposition nous semble rare ; une étude comparative sur plusieurs espèces ayant une fleur ♂ et une fleur ♀ ensemble à une aisselle foliaire est en cours.

II. Pédoncule et bractéoles

Les Callitriches terrestres ont été réunies par Fassett (1951) dans la section *Micro-Callitriche*. L'auteur adopte, comme l'un des caractères distinctifs, l'absence de bractéoles.



Pl. 4. — **Callitriche muelleri** : **1**, deux aisselles foliaires florifères après la pollinisation ; stigmates dressés, anthères à valves très écartées ; aisselle de gauche : une deuxième fleur ♀, plus jeune que la première, s'y est développée ; vue latérale ; **2**, stade précédant la déhiscence de l'anthère ; étamine courbée de telle façon que l'anthère se trouve à côté de l'ovaire pour montrer les stigmates ; au-dessous de l'ovaire, à droite et à gauche, une écaille faisant corps avec le pédoncule ; vue de face ; **3**, jeune stade du développement floral ; étamine appliquée à l'ovaire ; le lobe adaxial de l'anthère (en haut) commence à se développer ; stigmates encore très courts ; vue latérale ; **4**, fin de la pollinisation ; anthère largement ouverte, à peu près vide ; l'un des stigmates encore incliné vers l'anthère ; vue latérale ; **5**, partie supérieure du stigmate après la pollinisation ; plusieurs grains de pollen y adhèrent.

Cependant, MASON (1959), lors de son étude sur les Callitriches australiennes, observa des bractéoles chez quelques espèces terrestres, notamment *C. sonderi* et *C. capricorni*. Les bractéoles de ces espèces, en général au nombre de 2, membraneuses et de couleur blanchâtre, ressemblent tout à fait à celles de diverses autres Callitriches (notamment à des espèces amphibies).

En revanche, la présence d'écailles chez *C. muelleri* — dont on ne fait pas mention dans la littérature — nous paraît exceptionnelle : jusqu'à ce jour, nous n'avons trouvé aucune Callitriche ayant de tels organes.

Il pourrait s'agir de bractéoles transformées ; sur quelques fleurs anormales, nous avons trouvé des pédoncules pourvus de 2 petites « écailles », charnues elles aussi, mais beaucoup moins larges que celles des fleurs normales. Leur forme elliptique ressemble à peu près à une bractéole « normale », mais épaissie. D'après EICHLER (1878), les bractéoles prennent naissance dans la couche dermatogène. Une question se pose : les écailles ont-elles la même origine ? Une étude sur les premiers stades de développement serait donc souhaitable.

La fonction des écailles n'est pas claire. Sur le pédoncule des fruits mûrissants, elles ne laissent que peu de traces. Ce fait suggère la résorption du contenu de leurs cellules charnues lors de la fructification. On pourrait penser qu'elles constituent une réserve d'eau permettant aux fleurs et jeunes fruits de survivre lors d'un dessèchement temporaire du substratum. Cependant, de telles périodes semblent improbables dans l'aire géographique de *C. muelleri*. D'après ASTON (1973), cette Callitriche croît sur sol humide, dans des endroits subissant des inondations temporaires et parfois dans l'eau peu profonde. Les échantillons, récoltés par MACKEE dans 3 localités de Nouvelle-Calédonie, se trouvent dans des conditions comparables : les plantes, rampantes, vivent sur boue humide au bord des ruisseaux ombragés ; elles devraient être toute l'année dans des conditions très humides mais submergées seulement épisodiquement (MACKEE, communication par lettre).

III. FLEURS ET POLLINISATION

Stigmates

Les quatre espèces montrent des stigmates épais, de longueur réduite, munis de papilles volumineuses ; après la pollinisation, ils ne s'allongent pas ou s'allongent peu. Ceux de *C. cycloptera* et de *C. sonderi*, les plus longs, peuvent atteindre ca. 400 μm, ceux de *C. capricorni* mesurent seulement 200-220 μm. Ces derniers sont, avec ceux de *C. muelleri*, les plus courts de toutes les Callitriches étudiées par nous jusqu'à ce jour.

Exceptées ces espèces, on trouve, parmi les Callitriches terrestres quelques autres représentants ayant des stigmates d'assez faible longueur (notamment *C. japonica* : 500 μm) mais aussi des espèces à stigmates filiformes (*C. brachycarpa, C. deflexa*). Le dernier type de stigmates est le plus fréquent dans le genre et nous semble le plus ancien ; ils peuvent atteindre une longueur importante (jusqu'à plusieurs mm) et prendre des orientations très diverses (SCHOTSMAN, 1982). Ce fut COLENSO (1888) qui, le premier, a bien observé la différence entre les stigmates filiformes (chez « *C. verna* ») et les stigmates courts et épais de *C. muelleri*.

Anthères

Les anthères de *C. capricorni, C. muelleri* et *C. sonderi* montrent, à quelques petites différences près, des caractères semblables : trilobées, triloculaires, à lobe supérieur voûté en casque, à lobes inférieurs bombés, bivalves ; s'ouvrant sur l'avant et à columelle fortement réduite (*C. sonderi*) ou quasi absente, elles sont, après la libération du pollen, béantes, à valves bien écartées.

Nous ignorons si ces anthères possèdent trois loges dès l'origine ou si, à un stade très jeune, une fusion s'effectue entre les deux loges adaxiales.

L'anthère de *C. cycloptera* est, contrairement à celles des espèces précédentes, légèrement réniforme et quadriloculaire ; la fente se trouve dans le plan de l'axe du filet et passe par le sommet. Cependant, l'anthère ne possède pas de columelle et les valves s'écartent largement.

En étudiant les anthères de plusieurs autres espèces du genre, nous avons constaté qu'elles sont plus ou moins fortement réniformes ou parfois cordiformes, possédant une columelle à laquelle s'attachent les 2 valves. Cette columelle peut présenter différentes formes et dimensions mais elle ne fait jamais défaut. La fente d'ouverture se situe dans un plan transversal par rapport à l'axe de la tige et à peu près dans l'axe du filet (si celui-ci est dressé) ; elle suit le pourtour en passant à peu près par le sommet.

D'après HEGELMAIER (1864), l'anthère des Callitriches possède, à l'origine, quatre loculi. L'auteur mentionne notamment « *C. autumnalis* » et des « *Eucallitriche* ». Cette observation vaut certainement pour un grand nombre d'espèces, comme nous avons pu le constater sur de jeunes anthères de *C. obtusangula, C. stagnalis, C. platycarpa, C. hamulata, C. bolusii, C. japonica*, ... Il semble bien que l'anthère ca. réniforme, quadriloculaire et pourvue d'une columelle, est le modèle le plus fréquent dans le genre ; il pourrait être le plus ancien.

La comparaison des anthères trilobées avec ce modèle montre que celles-ci en diffèrent considérablement ; par la réduction de la columelle et du nombre de loges, le développement remarquable de la partie adaxiale ainsi que par la position de la fente, elles nous semblent les plus évoluées.

Quant à l'anthère de *C. cycloptera*, elle est, par sa forme, par la position de la fente de déhiscence et par le nombre de ses loculi, assez proche du modèle fréquent, mentionné ci-dessus. Cependant, elle a aussi des caractères en commun avec les anthères trilobées et son épaisseur est importante. On peut la considérer comme un modèle intermédiaire. Cette espèce offre donc un intérêt particulier.

Notons encore que l'ouverture béante nous paraît due à la réduction de la columelle : les valves, n'étant pas attachées à un tel organe, peuvent s'écarter davantage.

Pollinisation

Comme nous l'avons vu dans les descriptions, les complexes floraux de *C. muelleri, C. sonderi* et *C. capricorni* sont de petites dimensions et très compacts : l'ovaire et le filet, les stigmates et l'anthère constituent un ensemble serré, occupant un espace extrêmement réduit, à peu près sans interstices. Le contact qui s'établit entre les stigmates et le pollen au moment de la déhiscence, est le résultat de la coopération entre l'étamine et les deux stigmates. Lors du développement floral, on peut distinguer trois orientations différentes qui

s'associent : celle du filet se courbant légèrement vers l'avant ; celle des stigmates s'allongeant vers le haut et vers l'arrière, tout en restant appliqués sur l'anthère ; celle de la fente d'ouverture, s'inclinant du haut vers l'avant de l'anthère, à la rencontre des stigmates.

Il nous paraît probable que l'écartement des valves et la libération complète du pollen ne s'effectuent pas très rapidement : on trouve, au moins chez *C. muelleri*, plusieurs stades successifs d'ouverture, allant des anthères entr'ouvertes contenant une masse importante de pollen jusqu'aux anthères vidées, à valve supérieure dressée.

Des grains de pollen germés ont été seulement observés sur les stigmates et non pas dans les anthères. Ce fait laisse supposer que, au moins sur le matériel examiné, la présentation du pollen ainsi que la pollinisation sont aériennes. Cependant, la pollinisation à un autre niveau n'est pas tout à fait à exclure.

La longueur réduite des stigmates et la petite dimension de l'ovaire ont pour conséquence que le trajet suivi par les tubes polliniques est très court, ce qui peut assurer une fécondation rapide.

Chez *C. cycloptera*, l'étamine n'est pas étroitement appliquée contre l'ovaire. De plus, la courbure en arrière des stigmates semble moins stricte ; on trouve aussi des stigmates dressés et parfois assez rapprochés. Rappelons-nous que la fente d'ouverture montre la même position que celle d'autres anthères quadriloculaires.

D'après ce que nous avons pu constater sur les quelques fleurs dont nous disposons, c'est surtout l'étamine qui, en se courbant, établit le contact. En raison d'une légère courbure du filet, la fente se trouve, lors de la déhiscence, derrière la partie supérieure des stigmates. On voit donc que, malgré les différences importantes entre les fleurs de *C. cycloptera* et celles des trois autres espèces, l'ultime position des fentes par rapport aux stigmates montre quelques ressemblances. Les deux mécanismes de pollinisation conduisent à la géitonogamie « obligatoire ». Chez les quatre espèces, le transport du pollen aux stigmates est pratiquement nul.

IV. Rendement

Comme toutes les Callitriches à pollinisation par contact, et donc à géitonogamie « obligatoire », *C. muelleri* et *C. sonderi* montrent un pourcentage élevé de méricarpes développés (respectivement 83,3 et 86,3). Ces résultats correspondent à peu près à ceux obtenus chez *C. lenisulca* et *C. lusitanica* (Schotsman, 1982), mais restent donc en-dessous des valeurs calculées sur *C. regis-jubae* (forme terrestre), *C. hamulata* et *C. brutia* (respectivement 91,4, 94,0 et 90,0). Bien que les comptages de méricarpes sur des plantes séchées ne soient pas tout à fait comparables à ceux effectués sur des plantes vivantes (ils sont probablement sous-estimés), ces résultats sont inattendus : de tous les mécanismes étudiés, celui de *C. muelleri, C. sonderi* et *C. capricorni* nous paraît le seul qui ne laisse pas de place à un contact échoué entre l'anthère et les stigmates. Ceci vaut, bien entendu, pour des fleurs normalement développées.

Or, chez *C. muelleri*, nous avons constaté l'absence accidentelle de l'étamine et, parfois, la présence de fleurs anormales. Sur l'échantillon « Myall R., Bulladelah. 1924. » (MEL) notamment, certains complexes floraux comprennent 2 ou 3 étamines soudées et une fleur femelle sans faisceau. De telles anomalies peuvent être l'une des causes d'une diminu-

tion du rendement. Par ailleurs, d'après COLENSO (1888), ASTON (1973) et MACKEE (1985, comm. par lettre), *C. muelleri* se trouve parfois dans l'eau et une telle immersion en période de floraison pourrait nuire au développement floral et au fonctionnement du pollen. Certaines Callitriches à pollinisation aérienne (SCHOTSMAN, 1982) possèdent du pollen germant au contact de l'eau (à l'état flottant ou immergé), mais nous ignorons pour le moment si c'est le cas chez *C. muelleri.*

V. PHÉNOMÈNES DE RÉDUCTION

Les fleurs de tous les représentants du genre montrent déjà d'importantes réductions : la fleur ♂ comprend seulement une étamine, la fleur ♀ un ovaire surmonté de 2 stigmates ; elles ne possèdent pas de périanthe.

Chez les espèces traitées ici, d'autres phénomènes de réduction affectent les parties florales : réduction de la longueur des stigmates et de la dimension des anthères (les quatre espèces) ; diminution du nombre de loges dans les anthères (*C. muelleri, C. sonderi, C. capricorni*) ; forte réduction de la columelle (*C. sonderi*), jusqu'à sa quasi disparition (*C. cycloptera, C. muelleri, C. capricorni*) ; réduction totale de la distance entre fleur ♀ et étamine, entre stigmates et anthère, dès les jeunes stades (*C. muelleri, C. sonderi, C. capricorni*). On peut y ajouter la réduction du nombre de grains de pollen. Chez toutes les espèces à pollinisation par contact, ce nombre est réduit (SCHOTSMAN, 1982), mais ne descend pas en dessous de 400-500 grains par anthère (rapport pollen/ovule 100-125). Chez *C. muelleri* et *C. sonderi*, ce nombre est encore moins élevé : respectivement 200 et 100 par anthère (rapport pollen/ovule 50 et 25).

Chez certaines espèces répandues dans l'hémisphère Nord, nous avons constaté d'autres réductions, notamment relatives à l'endothécium et à l'enveloppe du pollen (espèces hyphydrophiles, SCHOTSMAN, 1982), mais aussi aux tissus foliaires (espèces submergées ; *C. lusitanica* : forme submergée).

Les phénomènes de réduction semblent donc assez fréquents dans le genre *Callitriche* ; ils affectent surtout les parties reproductrices mais peuvent se manifester aussi dans les parties végétatives.

VI. REMARQUES GÉOGRAPHIQUES

Parmi les trois espèces à anthères trilobées, *C. muelleri* occupe l'aire la plus étendue ; elle comprend la bordure orientale de l'Australie entre Atherton (Queensland) et le point le plus méridional du continent (Victoria), Nouvelle-Zélande, Nouvelle-Calédonie et les Iles Kermadec.

C. sonderi est une endémique du SE de l'Australie ; les localités se trouvent surtout à l'intérieur du pays (South Australia oriental, Victoria, New South Wales, Queensland méridional).

C. capricorni, aussi une endémique, est connu de quelques localités près de Brisbane (Queensland).

Quant à *C. cycloptera*, son aire, située dans la partie SE de la Papoua-Nouvelle-Guinée, comprend seulement 2 localités.

CONCLUSIONS

Plusieurs caractères floraux des quatre espèces océaniennes étudiées n'avaient jamais été observés dans le genre *Callitriche*. Parmi ceux-ci, quelques aspects remarquables méritent d'être soulignés.

Chez *C. muelleri, C. sonderi* et *C. capricorni* :

— la modification morphologique de l'anthère qui se produit lors de son développement ;
— l'inclinaison progressive de la fente de déhiscence qui en est la conséquence ;
— le nombre réduit de loges, d'où la forme trilobée de l'anthère, confirmant l'observation faite par Colenso (1888) sur *C. muelleri* ;
— la forte réduction de la columelle, jusqu'à sa quasi disparition ;
— l'écartement important des 2 valves, dû probablement au caractère exceptionnel cité ci-dessus ;
— l'application étroite de l'étamine et de la fleur ♀ l'une contre l'autre, de sorte que le contact entre l'anthère et les 2 stigmates s'établit dès les jeunes stades du développement floral, réduisant ainsi totalement la distance entre ces organes ;
— la position inhabituelle de la fente d'ouverture de l'anthère par rapport aux stigmates, conduisant à la pollinisation par contact ;
— la morphologie des stigmates de *C. capricorni*.

Chez *C. cycloptera* :

— la réduction quasi totale de la columelle ;
— l'écartement très large des valves ;
— l'ouverture de l'anthère derrière les 2 stigmates, conduisant à la pollinisation par contact.

Bien que les caractères floraux et les mécanismes de pollinisation par contact chez *C. muelleri, C. sonderi* et *C. capricorni* soient très semblables, nos observations ont aussi montré que leurs fleurs présentent de petites différences bien marquées. A celles-ci s'ajoutent d'autres différences, décrites par divers auteurs (Hegelmaier, Mason, Aston) : morphologiques (fruits, feuilles) et géographiques ; de plus, les 3 espèces se distinguent par l'anatomie de leurs fruits (Schotsman, étude inédite). Il s'agit donc d'espèces bien distinctes.

En l'état actuel de nos connaissances, *C. cycloptera* est la seule Callitriche ayant quelques caractères floraux en commun avec les espèces précédentes. Cependant, certains caractères de l'anthère se rapprochent du modèle qui nous paraît le plus fréquent dans le genre.

Sur le matériel examiné, la présentation du pollen et la pollinisation sont aériennes chez les 4 espèces. Cependant, la possibilité de la pollinisation à un autre niveau, n'est pas tout à fait à exclure.

Les modes de pollinisation traités ici, conduisent, comme toute pollinisation effectuée par contact, à la géitonogamie « obligatoire » (au point de vue génétique équivalente à l'autogamie).

Les résultats de nos deux études sur la biologie florale mettent en évidence la diversité de ces mécanismes spécialisés et soulignent, encore une fois, la forte tendance à l'autopollinisation qui règne dans le genre *Callitriche.*

REMERCIEMENTS : Nous remercions vivement : M^lle^ M. CHALOPIN qui a effectué avec beaucoup de soin les préparations des fleurs ; M. H. S. MACKEE pour les précisions données sur les localités de la Nouvelle-Calédonie.

BIBLIOGRAPHIE

ALLAN, H. H., 1961. — *Flora of New Zealand*, vol. I, Wellington.

ASTON, H. I., 1973. — *Callitrichaceae. Aquatic Plants of Australia*, Melbourne Univ. Press : 49-60.

CHEESEMAN, T. F., 1906. — *Manual of the New Zealand Flora*, Ed. I, Wellington.

COLENSO, W., 1888. — On new Phaenogamic plants of New Zealand. *Trans. Proc. N. Z. Inst.* 20 : 188-211.

EICHLER, A. W., 1878. — *Blüthendiagramme*, Theil 2. Nachdruck 1954, Koeltz, Eppenhain.

FASSETT, N. C., 1951. — Callitriche in the New World. *Rhodora* 53 : 137-155.

HEGELMAIER, F., 1864. — *Monographie der Gattung Callitriche*, Stuttgart.

HEGELMAIER, F., 1867. — Zur Systematik von Callitriche. *Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg* 9 : 1-41.

MASON, R., 1959. — Callitriche in New Zealand and Australia. *Austral. J. Bot.* 7 : 295-327.

MOAR, N. T., 1960. — Studies in Pollen morphology. The pollen of the New Zealand and of two Australian species of Callitriche L. *New Zealand J. Sci.* 3 : 415-421.

OLIVER, R. B., 1910. — The vegetation of the Kermadec Islands. *Trans. Proc. N. Z. Inst.* 42 : 118-175.

ORCHARD, A. E., 1980. — Callitriche (Callitrichaceae) in South Australia. *J. Adelaide Bot. Gard.* 2 : 191-194.

SCHOTSMAN, H. D., 1967. — *Les Callitriches — Espèces de France et Taxa nouveaux d'Europe. In* JOVET, P., Flore de France, vol. I, Paris.

SCHOTSMAN, H. D., 1982. — Biologie florale des Callitriche : étude sur quelques espèces d'Espagne méridionale. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e^ sér., 4, section B, *Adansonia*, n° 3-4 : 111-160.

SCHOTSMAN, H. D., 1985. — Une nouvelle espèce de Callitriche (Callitrichaceae) de Papoua-Nouvelle-Guinée : C. cycloptera Schotsm. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e^ sér., 7, section B, *Adansonia*, n° 2 : 115-121.

SCHOTSMAN, H. D. & ANDREAS, Ch. H., 1974. — Callitriche lenisulca Clav., espèce méconnue. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 10 : 285-317.

SONDER, O. W., 1856. — Plantae Muellerianae. *Linnaea* 28 : 203-234.

Les modes de pollinisation [illegible] ici, cependant, comme dans pollinisation effectuée par contact, à la géitonogamie « obligatoire » [illegible] point de vue génétique équivalente à l'autogamie).

CONCLUSIONS

Les résultats de nos deux études sur la biologie florale mettent en évidence la diversité de ces mécanismes (sexualité et pollinisation) [illegible] une fois de plus, l'importance de l'autopollinisation qui règne dans le genre *Callitriche*.

REMERCIEMENTS. Nous remercions vivement : [illegible] qui a effectué avec beaucoup de soin les préparations des fleurs ; M. H. S. MACKEE pour les [illegible] faites par lui en Nouvelle-Calédonie.

BIBLIOGRAPHIE

ALLAN, H. H., 1961. — *Flora of New Zealand*, vol. 1, Wellington.
ASTON, H. I., 1973. — *Aquatic Plants of Australia*. [illegible]
CHEESEMAN, T. F., 1925. — *Manual of the New Zealand Flora*, [illegible]
CURTIS, W., 1956. — [illegible] 100-[illegible]
[illegible], 1970. — [illegible]
FASSETT, N. C., 1951. — Callitriche in the New World. *Rhodora* 53 : [illegible]
HEGELMAIER, F., 1864. — *Monographie der Gattung Callitriche*. Stuttgart.
HEGELMAIER, F., 1867. — Zur Systematik von Callitriche. [illegible] 1-41.
MASON, R., 1959. — Callitriche in New Zealand and Australia. *Austral. J. Bot.* 7 : [illegible]
[illegible], 1969. — [illegible] *New Zealand J.* [illegible] 411-[illegible]
[illegible], 1919. — [illegible]
[illegible], 1980. — Callitriche [illegible] 100-104.
SCHOTSMAN, H. D., 1967. — *Les Callitriches*. [illegible] *Flore de France*, vol. 1, Paris.
SCHOTSMAN, H. D., 1982. — Biologie florale des Callitriche : [illegible]
SCHOTSMAN, H. D., 1985. — [illegible] Callitriche [illegible] n° 2 : 115-121.
[illegible] D. & [illegible], 1974. — Callitriche [illegible]
[illegible], 1954. — [illegible]

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 4 : 377-383.

Organographie comparée des plantules de *Zosteraceae* et de *Poaceae* (*Liliopsida*) : Rapports phylogéniques entre ces deux familles

H. Jacques-Félix

Résumé : La plantule (embryon) de *Zostera marina* est très simple, comparable à celle des *Poaceae*. Sa structure est celle du protocorme ramifié, caractéristique des *Liliopsida*.

Summary : The embryo of *Zostera marina* is very simple, comparable to that of *Poaceae*. Its structure is that of branched protocorm, characteristic of *Liliopsida*.

Henri Jacques-Félix, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Malgré les difficultés d'observation, les *Zosteraceae* ont retenu l'attention de nombreux auteurs. En ce qui concerne l'organogenèse de *Zostera marina* L., nous citerons principalement Grönland (1851), de Lanessan (1875), Setchell (1929), Taylor (1957), Nozawa (1970), et Yamashita (1973) plus spécialement pour *Z. japonica* Asch. & Graebner.

LA PLANTULE DES ZOSTERA

Après une embryogenèse de type Caryophyllad, l'organogenèse débute très tôt, alors que le corps de l'embryon (protocorme) est encore ovo-globuleux. Elle consiste en une croissance simultanée, sur le flanc du protocorme, d'un rameau latéral et de sa préfeuille engainante. Dès ce moment, il est facile de comparer cette plantule, en voie de formation, avec celle d'une graine à maturité de *Poaceae* (maïs, par ex.), et d'en reconnaître la véritable signification (Pl. 1, *1, 2*). Le corps de l'embryon, dont la base radiculaire est définie par le suspenseur, correspond à celui des *Poaceae*, c'est-à-dire au protocorme ; la préfeuille est homologue de celle des *Poaceae*, dite piléole ou coléoptile[1] (sa partie dorsale est très épaisse ; elle n'est pas encore refermée en étui clos, mais elle le sera à maturité, Pl. 1, *5*) ; cette préfeuille, comme chez le maïs, est écartée du protocorme par un entrenœud-

1. Bien qu'habituellement utilisé pour désigner la préfeuille, le terme de « coléoptile » reste confus, car, au sens de certains auteurs, il désigne la cavité de l'axilla.

hypoprophylle[1] ; le cône végétatif présente plusieurs ébauches foliaires ; enfin, si chez *Z. marina* la racine adventive axiale du protocorme reste rudimentaire, chez *Z. japonica* (YAMASHITA, 1973) elle est comparable, en tous points, à celle des *Poaceae*, formée dans la base radiculaire, dite « coléorhize ».

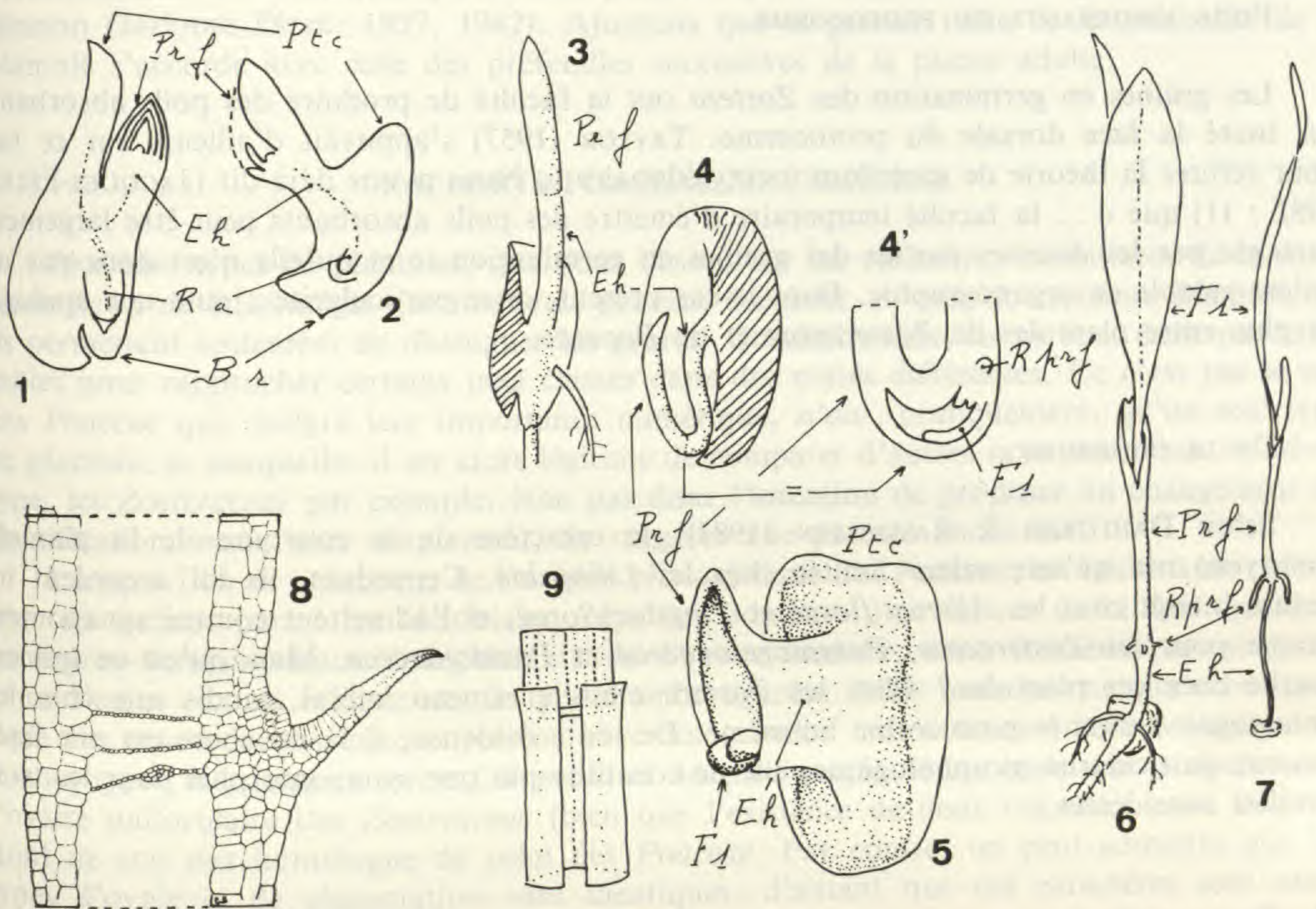
Malgré une morphologie singulière, qui résulte d'une croissance importante de la plantule dans un espace séminal restreint, l'organographie des *Zostera* n'est plus aucunement modifiée par la suite du développement. L'entrenœud-hypoprophylle s'allonge en se courbant vers la partie proximale du protocorme ; puis, la préfeuille, dont l'allongement est également important, se recourbe en sens inverse, se referme en étui clos sur le cône végétatif, et développe un apex subulé ; des racines, de deuxième génération organographique, se forment sur le nœud préfoliaire ; simultanément, le protocorme s'accroît longitudinalement et aussi par ses marges, qui viennent se refermer comme deux valves sur l'entrenœud et partiellement sur la préfeuille. Cette dernière particularité du protocorme se retrouve chez de nombreuses plantules de *Poaceae*, dont les marges du scutellum recouvrent le bourgeon. Elle n'apparaît pas sur les coupes minces, strictement sagittales ; mais elle a été très bien représentée chez *Zostera* par GRÖNLAND (1851), TAYLOR (1957), et surtout DE LANESSAN (1875)[2]. Ces expansions du protocorme, latérales ou basales, n'ont pas de signification organographique. En conclusion, la plantule à maturité de *Z. japonica* est identique à celles des *Poaceae*, dont l'entrenœud-hypoprophylle s'allonge plus ou moins selon le degré d'éclairement, et dont les racines du nœud préfoliaire se forment très tôt (Pl. 1, *3, 4*).

Notre conception du protocorme ramifié (JACQUES-FÉLIX, 1957 & 1958, 1982) permet donc une explication simple et rationnelle de la plantule, réputée étrange, des *Zostera*. Par contre, en appliquant des théories cotylédonaires, les auteurs ne pouvaient aboutir qu'à des interprétations erronées et divergentes, comme celles qui se sont trop longtemps affrontées à propos des *Liliopsida* en général et des *Poaceae* en particulier.

— Pour de nombreux auteurs comme DE LANESSAN (1875), plusieurs autres que cite TAYLOR (JENSEN, RAUNKIAER, ROSENBERG, GOEBEL, ARBER, K. V. O. DAHLGREN), TAYLOR lui-même (1957), puis NOZAWA (1970), YAMASHITA (1973), LY THI BA (1981), etc., le « cotylédon » ne pouvait être que le premier organe manifestement foliaire, c'est-à-dire, pour nous, la *préfeuille*. Quant au *protocorme*, chargé de réserves amylacées, dépourvu de cordon procambial dans sa partie distale, il était qualifié de partie inférieure de l' « hypocotyle », l'*entrenœud* en étant la partie supérieure. Ces auteurs précisaient plus ou moins les homologies avec les *Poaceae*, en identifiant leur « cotylédon » à la piléole ou coléoptile, et leur « hypocotyle » au scutellum. Plus exactement, pour DE LANESSAN, la partie infranodale du protocorme était l' « hypocotyle », et seule la partie supranodale correspondait au scutellum. Cette théorie, qui obligeait à imaginer un « hypocotyle » bien compliqué, surtout appliquée aux *Zostera*, n'a jamais été très en faveur pour les *Liliopsida* en général et les *Poaceae* en particulier.

1. Le terme hypoprophylle, proposé par BUGNON (Bull. Soc. bot. Fr. 114 : 21-32, 1967) pour désigner l'entrenœud de ramification chez la plante adulte, convient parfaitement pour le premier entrenœud produit par le protocorme.

2. Le travail, très bien illustré, publié par DE LANESSAN dans un recueil non spécialisé, est resté ignoré de la plupart des auteurs.



Pl. 1. — **1**, plantule à maturité de **Zea mays**, coupe schématique × 6 ; **2**, embryon de **Zostera japonica** en cours d'organogenèse, coupe schématique × 66 ; **3**, plantule de **Zea mays** en cours de germination × 2 ; **4**, plantule de **Zostera marina** à maturité × 12 ; **4'**, détail de 4 ; **5**, embryon de **Zostera marina** en cours d'organogenèse × env. 140 ; **6**, plantule germée de **Zea mays** × 2/3 ; **7**, plantule germée de **Zostera marina** × 1 ; **8**, coupe d'une feuille de **Zostera marina** au niveau de l'articulation gaine-limbe × 50 ; **9**, articulation gaine-limbe de **Zostera marina** × 2. (2, d'après YAMASHITA ; 5, d'après DE LANESSAN ; 7, d'après SETCHELL ; 8, d'après SAUVAGEAU). *Ptc*, protocorme ; *Prf*, préfeuille ; *Eh*, entrenœud-hypoprophylle ; *Ra*, racine adventive axiale du protocorme ; *Rprf*, racines adventives du nœud préfoliaire ; *Br*, base radiculaire ; *Fl*, première feuille.

— MIRBEL (1810), GRÖNLAND (1851), SETCHELL (1929), TUTIN (1938), etc., avaient une conception plus habituelle, mais non meilleure. Pour eux, le protocorme était le « cotylédon » et, par conséquent, l'entrenœud, porteur de la plumule, devenait ainsi un « épicotyle » ! C'est la théorie qui a été le plus fréquemment soutenue en ce qui concerne les *Liliopsida* en général et les *Poaceae* en particulier.

— Frappé par la différence de structure des deux parties de la plantule des *Zostera*, HOFMEISTER (1852) avait judicieusement qualifié le protocorme d' « axe de premier ordre », et le rameau latéral d' « axe de deuxième ordre ». Il ne se préoccupait donc pas de situer un « cotylédon », mais rappelons que cet auteur, à propos des Graminées, a d'abord soutenu l'idée d'un « scutellum cotylédonaire ligulé » (1849), puis celle d'une « piléole cotylédonaire » (1861).

Poils absorbants du protocorme

Les graines en germination des *Zostera* ont la faculté de produire des poils absorbants sur toute la face dorsale du protocorme. Taylor (1957) s'appuyait d'ailleurs sur ce fait pour réfuter la théorie de scutellum « cotylédonaire ». Nous avons déjà dit (Jacques-Félix, 1982 : 11) que « ... la faculté temporaire d'émettre des poils absorbants peut être largement partagée par les diverses parties des graines en germination. » et qu'elle n'est donc pas un critère valable en organographie. Dans le cas présent, cette particularité ajoute une analogie de plus entre plantules de *Zosteraceae* et de *Poaceae*.

De la courbure

Selon Dahlgren & Rasmussen (1983), le caractère de la courbure de la plantule (embryon) n'a qu'une valeur limitée chez les *Liliopsida*. Cependant, ils lui accordent un certain intérêt chez les *Alismatiflorae* et *Zingiberiflorae*, et l'admettent comme synapomorphique pour les *Zosteraceae, Potamogetonaceae* et *Posidoniaceae*. Mais qu'est-ce qui est courbe chez ces plantules ? Chez les *Zostera* c'est le rameau latéral, tandis que chez les *Potamogeton* c'est le protocorme lui-même. De toute évidence, si la courbure est une intéressante particularité morphologique, elle ne constitue pas une synapomorphie pour les trois familles considérées.

De la précocité

Nous avons déjà signalé que la plantule des *Zostera* a un développement plus précoce que celles des *Poaceae*. Nous savons aussi que ces dernières ont elles-mêmes une organogenèse séminale avancée, souvent traduite par un dépassement de certaines étapes. Ainsi, le trajet vasculaire peut s'établir directement entre le rameau latéral et la racine adventive, au détriment du trajet axial du protocorme.

Chez les *Zostera*, cette accélération est encore plus remarquable, car la plantule est littéralement prégermée (prête à l'autotrophie), avec effacement des premiers stades de développement habituels à la plupart des *Liliopsida* : pas d'albumen ; constitution de réserves dans la plantule (protocorme et rameau) ; pas de fonction haustoriale ; pas de procambium dans la partie supranodale du protocorme ; pas de racines adventives sur le protocorme (chez *Z. marina*), et une seule racine axiale chez *Z. japonica* ; premières racines directement sur le nœud préfoliaire, etc. (Pl. 1, *6, 7*).

De la préfeuille

Malgré la différenciation précoce du rameau latéral, et malgré la réduction fonctionnelle corrélative du protocorme, celui-ci conserve son rôle organogénique et détermine l'orientation du premier organe foliaire du rameau. Ceci est important puisque c'est cette

préfeuille, avec les caractères qui lui sont propres, qui est significative du processus de ramification (JACQUES-FÉLIX, 1957, 1982). Ajoutons que la grande taille de la préfeuille de la plantule s'accorde avec celle des préfeuilles successives de la plante adulte.

RAPPORTS POACEAE-ZOSTERACEAE

Plusieurs types de plantules, que nous basons sur les caractères transitoires de la morphologie et de la stratégie germinatives, peuvent coexister au sein de certaines familles, où ils permettent seulement de distinguer les genres. Corollairement, ils ne sont donc pas utilisables pour rapprocher certains taxa classés dans des unités différentes. Ce n'est pas le cas des *Poaceae* qui, malgré leur importance numérique, n'ont, pratiquement, qu'un seul type de plantule, et auxquelles il est alors légitime de comparer d'autres taxa présentant ce même type, les *Zosteraceae* par exemple. Non pas dans l'intention de proposer un changement de classification, mais, plus simplement, de suggérer une parenté ancestrale.

Lorsque l'on se préoccupe de l'origine phylogénique des *Poaceae*, on hésite à en rechercher les indices parmi les Hélobiales, réputées primitives, en raison de ce que quelques caractères fondamentaux, indépendants de l'environnement, sont foncièrement distincts. L'un d'entre eux est évidemment le type d'embryogenèse. Mais nous savons que cette typologie ne concorde pas nécessairement avec les grandes unités taxonomiques, puisque de mêmes types se partagent entre *Liliopsida* et *Magnoliopsida*. Il est également probable que l'ovaire uniloculaire des *Zosteraceae* (bien que l'existence de deux stigmates pose la question) ne soit pas homologue de celui des *Poaceae*. Par contre, on peut admettre que les types d'ovule et de placentation sont identiques, d'autant que ces caractères sont assez ambigus chez ces deux familles (ovaire pelté chez *Zostera* ; position évolutive en cours de croissance chez les *Poaceae*). Ce qui est certain, c'est que ces particularités de l'ovaire, convergentes ou homologues, conduisent à des structures et types de développement identiques : fruits monospermes, plus ou moins déhiscents (*Zostera*), ou caryopse (*Poaceae*) ; plantule prégermée, sans albumen (*Zostera*), ou avec albumen, mais latérale et précoce (*Poaceae*) ; mêmes types de germination (Pl. 1, *6, 7*).

Quant à la question du périanthe et des bractées, il est facile d'admettre que le périanthe, également réduit chez les deux familles, et que les bractées, qui chez les *Poaceae* ont pris l'importance que l'on sait pour constituer l'épillet, proviennent d'un même type floral.

La physionomie graminoïde des *Zostera*, souvent traduite dans le langage commun pour désigner ces plantes et leurs peuplements, repose sur des caractères morphologiques évidents. Ainsi, SAUVAGEAU (1890) précise que « Les feuilles sont toujours alternes-distiques, ligulées, engainantes ». Cependant, pour DAHLGREN & CLIFFORD (1982), la ligule ne serait qu'une extension stipulaire, de sorte qu'ils rangent les *Zosteraceae* avec les familles à feuilles stipulées, et les *Poaceae* avec celles à feuilles ligulées. Chez les *Liliopsida* la distinction est parfois subtile. Pour DEN HARTOG (1970 : 42) et pour nous, la feuille des *Zostera* est bien ligulée, avec articulation du limbe, finalement caduc, sur la gaine (Pl. 1, *8, 9*).

L'étage inflorescentiel des *Zostera* est sympodial : chaque épi (avec sa feuille-spathe) est terminal et est relayé par un rameau sous-jacent identique, issu d'une préfeuille. Nous connaissons de telles dispositions chez certaines *Poaceae* : *Andropogoneae* et *Maydeae*, par ex.,

où il y a ramifications répétées sur préfeuilles. De même, l'épi unilatéral des *Zostera*, avec son rachis laminé, est analogue à certaines inflorescences de *Poaceae* : *Phyllorhachis* et certains *Paspalum*, par ex.

Cependant, de sérieuses réserves sont à faire quant à ces convergences morphologiques, car elles masquent d'importantes différences de structure. Tous les axes de *Zostera* ont une symétrie pétiolaire, c'est-à-dire qu'ils sont plus ou moins dorsi-ventraux, avec un cylindre central et deux faisceaux corticaux latéraux. Seul le premier entrenœud-hypoprophylle du protocorme ne présente pas cette particularité, puisque la préfeuille n'a elle-même qu'une seule nervure médiane. De plus, selon EICHLER (1875, 2e éd. 1954)[1], SAUVAGEAU (1891), et d'autres auteurs, il y a concrescence ou entraînement partiel, sur chaque entrenœud, de l'axe principal et des rameaux latéraux, rudimentaires ou non. Cette question mériterait d'être revue (voir BUGNON, 1963 et TOMLINSON, 1982).

Les *Ophiobolus* (Ascomycètes) sont surtout connus pour être inféodés aux *Poaceae*, chez lesquelles ils occasionnent le piétin d'espèces prairiales et céréalières. Cependant, deux espèces, *O. maritimus* Sacc., et *O. halimus* Diehl & Mounce, ont été observées sur des *Zostera* (MOUNCE & DIEHL, 1934). Ce rapprochement n'a, semble-t-il, jamais été fait.

En conclusion, compte tenu de ce que certains caractères sont communs aux *Zosteraceae* et *Poaceae*, et que certains autres ont respectivement divergé chez ces deux familles en fonction de l'habitat (absence de stomates, réduction vasculaire, pollen filamenteux, réduction florale extrême chez les *Zosteraceae*), on peut raisonnablement suggérer que ces deux familles ont eu une souche commune.

Cette idée, que nous basions initialement sur la ressemblance des plantules, a déjà été soutenue par DE LANESSAN (1875). Cet auteur reconnaissait de nombreux points communs entre organes floraux et végétatifs. Sa conclusion était sans détour : « Nous pensons donc que les *Zostera* représentent le type aquatique, marin et réduit des Graminées et doivent être placés à la suite de cette famille, avec laquelle ils ont plus d'analogie qu'avec toutes les autres ».

Mais l'objet de la présente note était surtout de démontrer que la plantule des *Zostera* est un parfait exemple de protocorme ramifié.

BIBLIOGRAPHIE

BUGNON, F., 1963. — La notion de concrescence congénitale et le cas des bourgeons « extra-axillaires » du Zostera marina L. *Bull. Soc. bot. Fr.* 110, Mém. : 92-101.

DAHLGREN, R. & CLIFFORD, H. T., 1982. — *The Monocotyledons. A comparative Study*. Academic Press, 378 p.

DAHLGREN, R. & RASMUSSEN, F. N., 1983. — Monocotyledon Evolution. Characters and Phylogenetic Estimation. *Evolutionary Biology* 16 : 255-395.

EICHLER, A. W., 1875, 2e éd. 1954. — *Blüthendiagramme*, Vol. I, 347 p.

EMBERGER, L., 1960. — *In* CHADEFAUD & EMBERGER : Traité de Botanique. II. *Les Végétaux vasculaires*, Paris.

1. La figure de EICHLER est reproduite par EMBERGER (1960) : 1014.

GRÖNLAND, J., 1851. — Beitrag zur Kenntniss der Zostera marina L. *Bot. Zeitung (Berlin)* 9 : 185-192 + *tab. IV*.

HARTOG, C. DEN, 1970. — The sea-grasses of the World. Amsterdam, 275 p. + 31 pl. h.-t.

HOFMEISTER, W., 1852. — Zur Entwicklungsgeschichte der Zostera. *Bot. Zeitung (Berlin)* 10 : 121-131, + 1 pl. (*tab. III*).

JACQUES-FÉLIX, H., 1957 & 1958. — Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminées : La nature axillaire de la gemmule. *C. r. Acad. Sc.* 245 : 1260-1263. — La nature adventive des racines séminales. *Ibid.* 245 : 2085-2088. — Conséquences terminologiques et rapports avec les autres types d'embryons. *Ibid.* 246 : 150-153.

JACQUES-FÉLIX, H., 1982. — Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., 4, *Adansonia* (1-2) : 3-40.

LANESSAN, J. L. DE, 1875. — Organogénie de la fleur et du fruit des Zostera marina L. et Z. nana Roth. — Rapports des Zostera avec les Graminées. *Assoc. fr. avanc. Sc., Nantes* 1875 : 690-707 + 2 pl.

LY THI BA, 1981. — Recherches sur la phylogénie des Ranales et des Hélobiales. *Rev. Gén. Bot.* 88 : 43-82 ; 105-197 ; 201-252 ; 347-373.

MIRBEL, B. DE, 1810. — Examen de la division des végétaux en endorhizes et exorhizes. *Ann. Mus. Hist. nat.* 16 : 419-458 + 6 pl.

MOUNCE, I. & DIEHL, W. W., 1934. — Note on a new Ophiobolus on Eelgrass. *Canad. J. Res.* 11 : 31 & 242-246.

NOZAWA, Y., 1970. — Morphological studies of the embryo and seedling of Zostera. *Mem. Kagoshima Junshin Junior Coll.* 1 : 83-90.

SAUVAGEAU, C., 1890. — Observations sur la structure des feuilles des plantes aquatiques : Zostera, ... *J. Bot.* 4 : 41-50 ; 68-76.

SAUVAGEAU, C., 1891. — Sur les feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques. *Ann. Sci. nat., Bot.*, 7e sér., 13 : 103-296.

SETCHELL, W. A., 1929. — Notes on Zostera marina. *Univers. Califor. Publ. Bot.* 14 : 389-452.

TAYLOR, A. R. A., 1957. — Studies of the Development of Zostera marina L. I. The embryo and seed. *Can. J. Botany* 35 : 477-499.

TOMLINSON, P. B., 1982. — *In Anatomy of the Monocotyledons. VII. Helobiae (Alismatidae)*, 560 p., 16 p. h.-t., Clarendon Press, Oxford.

TUTIN, T. G., 1938. — The autecology of Zostera marina in relation to its wasting disease. *New phytologist* 37 : 50-71.

YAMASHITA, T., 1973. — Uber die Embryo- und Wurzelentwicklung bei Zostera japonica. *Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo* 3 (11) : 175-193.

[illegible], A., 1921. — Beiträge zur Kenntnis der *Zostera marina* L. [illegible] : 145-153 [illegible].

HARTOG, C. den, 1970. — The sea-grasses of the World. Amsterdam, 275 p. + 31 [illegible].

HOFMEISTER, W., 1852. — Zur Entwicklungsgeschichte der *Zostera*. *Bot. Zeitung* (Berlin) 10 : 121-131 ; [illegible].

[illegible], H., 1955 & 1956. — Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des [illegible]. [illegible] — La valeur [illegible] [illegible].

[illegible], 1962. — [illegible].

[illegible], 1916. — [illegible] *Zostera* [illegible] [illegible].

LE THI [illegible], 1981. — Recherches sur la morphologie des [illegible] [illegible].

MARIE, B. de, 1916. — L'examen de la [illegible] [illegible].

[illegible], J. & DEAN, W. T., 1914. — Note on a new Observation on *Zostera*. [illegible].

[illegible], T., 1978. — Morphological studies of the [illegible] and [illegible] of *Zostera* [illegible].

SOUÈGES, R., 1949. — [illegible] sur la structure [illegible].

SOUÈGES, R., [illegible]. — Sur les [illegible] de quelques [illegible].

[illegible]. — [illegible].

TAYLOR, A. R. A., 1957. — Studies of the development of *Zostera marina* L. I. The embryo and seed. [illegible].

TOMLINSON, P. B., 1982. — *In* Anatomy of the Monocotyledons. VII. Helobiae (Alismatidae), [illegible] p. Oxford, Clarendon Press.

TUTIN, T. G., 1938. — The autecology of *Zostera marina* in relation to its wasting disease. *New Phytol.* 37 : 50-71.

YAMASHITA, T., 1973. — Über die Embryo- und Wurzelentwicklung bei [illegible]. [illegible] 3 (11) : 175-193.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 385-401.

Tree architecture of *Neea* (*Nyctaginaceae*) : Geometry and simulation of branches and the presence of two different models

J. B. FISHER & C. L. WEEKS

Summary : The architectural development of *Neea amplifolia* Donn., a tropical tree, is described from seedling to adult plants. The sympodial trunk can develop in either of two ways which fit into different models according to HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON (1978). Trunk units are either proleptic from a resting bud (Prévost's model) or sylleptic from a lateral module (Koriba's model). Lateral branching is plagiotropic and sympodial. Each branch unit or module normally produces six foliage leaves and a terminal inflorescence. Quantitative data for the parameters of branch geometry are presented and used in the discussion of changes in symmetry from radial to dorsiventral and in the development of a central branch axis from a successively bifurcating system. The three dimensional arrangement of branches is accurately simulated by computer using averages of observed variables. In this way, the accuracy of branching rules and values for branching parameters can be tested.

Résumé : Le développement architectural de *N. amplifolia* Donn., un petit arbre tropical, est décrit depuis le stade plantule jusqu'au stade adulte. Le tronc à croissance sympodiale peut se développer de deux façons différentes, chacune correspondant à un des modèles décrits par HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON (1978). Les articles composant le tronc sont soit proleptiques lorsqu'ils proviennent d'un bourgeon dormant (modèle de Prévost) soit sylleptiques lorsqu'ils proviennent d'un article de branche latérale (modèle de Koriba). Le développement latéral des branches est plagiotrope et sympodial. Chaque article de branche ou module produit normalement six feuilles assimilatrices et une inflorescence terminale. Des données quantitatives sont indiquées en ce qui concerne les paramètres de la géométrie des branches et elles sont utilisées pour expliquer le passage d'une symétrie radiale à une symétrie dorsiventrale ainsi que le développement d'un axe de branche central à partir d'un système à bifurcations successives. La disposition tridimensionnelle des branches est simulée grâce à un ordinateur en utilisant les moyennes des variables observées. De cette manière, on peut vérifier l'exactitude des lois régissant la disposition des branches ainsi que la valeur des paramètres concernant cette disposition.

Jack B. Fisher & Carol L. Weeks, Fairchild Tropical Garden, 11935 Old Cutler Road, Miami, Florida 33156, U.S.A.

INTRODUCTION

The concept of tree architecture and the establishment of defined models by HALLÉ & OLDEMAN (1970) and the later expansion by HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON (1978) have revolutionized the study of tropical trees. From the apparent chaos of diversity have come

principles of organization and development which have permitted biologists to better understand woody plants in both tropical and temperate regions.

However, the form of an adult tree is not only the result of the plan of its architectural model. Variation in form usually occurs within any one model by the process of reiteration (DE CASTRO E SANTOS, 1980) in which the pattern of the young tree, the idealized hereditary model, repeats itself within an individual. In addition, there is variation in the ability of different species showing the same model to undergo later changes in crown geometry, previously termed their degree of architectural plasticity, which seems to be related to ecological or adaptive differences (FISHER & HIBBS, 1982). There are also some examples of one species displaying a rarely occurring or genetically induced change in the typical architectural model for that species (HALLÉ, 1978). Some trees display growth patterns that are difficult to place into a particular model, e.g. the problem of leader formation in *Tsuga* (HIBBS, 1981) or the distal plagiotropy of old lateral branches in *Rhizophora* (HALLÉ et al., 1978).

In this report, we describe the architecture of a small tropical tree which shows characteristics of both Prévost's and Koriba's models (HALLÉ et al., 1978) in the way leader axes are initiated. In fact, it is difficult to distinguish the basic model from its reiteration. Such architectural plasticity may be an important feature in the biology of this species. We describe in quantitative terms the change in branching angles and branch geometry that result in a shift from radial to dorsiventral symmetry. In addition, we use these parameters of branch geometry in computer simulations and analyses of tree architecture which expand upon previous simulations of other models (HONDA et al., 1981, 1982 ; FISHER & HONDA, 1977 ; DE REFFYE, 1983).

MATERIALS AND METHODS

Seeds of *Neea amplifolia* Donn. were collected along the Caribbean Sea coast at Punto Cahuita (south of Limón), Costa Rica. Plants were cultivated in Miami, Florida in large containers and were grown under partial shade (50-60 % full sun). Observations and measurements of the same trees were made over a period four years. Angles were measured directly on trees or camera lucida drawings of sectioned apical buds ; inclination was measured with a weighted protractor.

Developmental stages of apices from seedlings and branches were fixed in FAA (formalin, alcohol, acetic acid), imbedded in paraffin, serially sectioned at 10 μm, and stained with safranin and chlorazol black E.

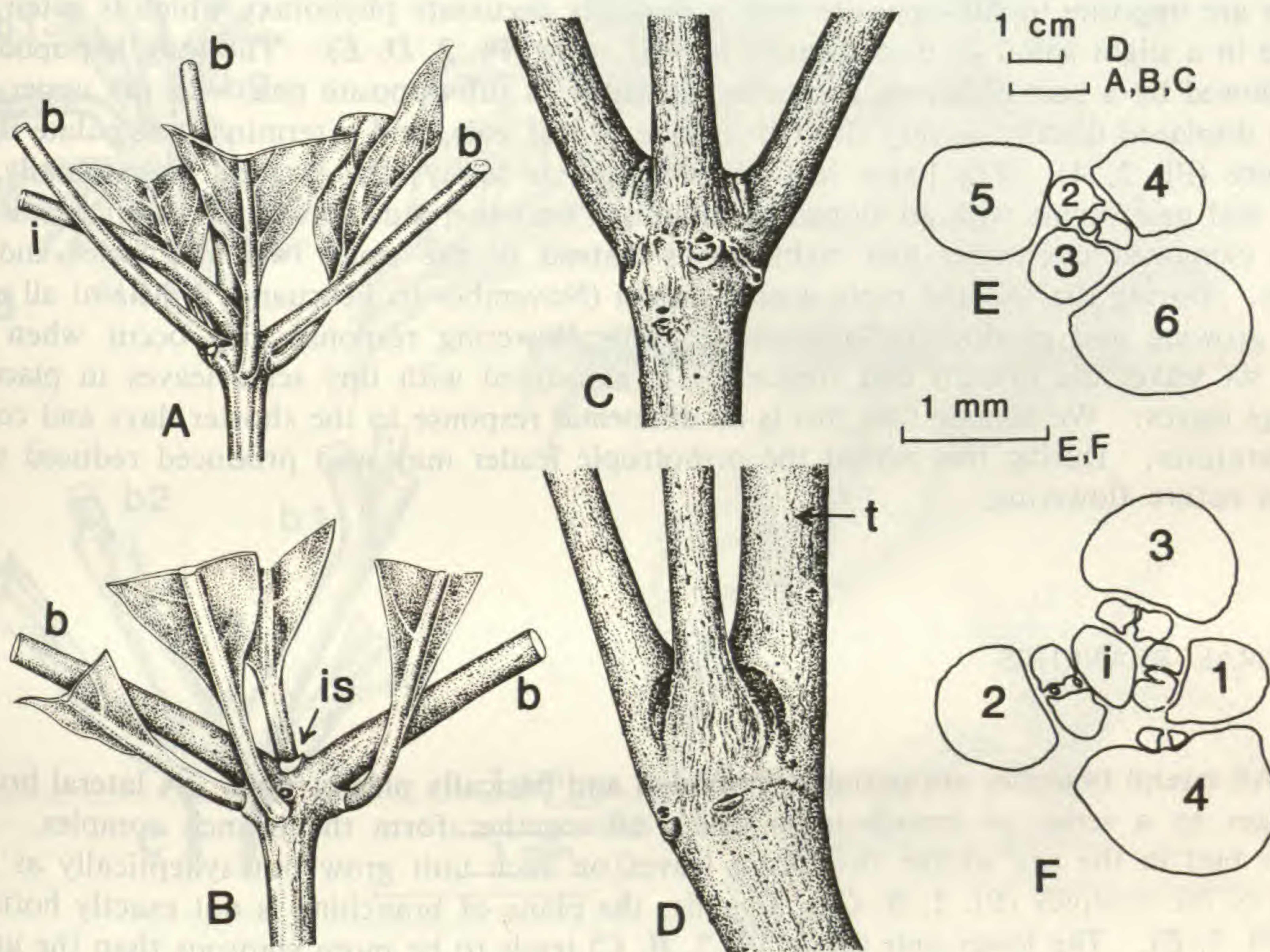
Simulations were carried out on a UNIVAC computer using a Fortran program and drawn on a Hewlett-Packard plotter.

OBSERVATIONS

SEEDLING

Germination is epigeal ; there are two, opposite, reniform cotyledons. The orthotropic axis bears alternate, oblanceolate leaves in an approximately 3/8 or possibly 2/5 phyllotaxy (Pl. 1, *E*). Most leaves subtend two serial buds of which the upper or distal bud is

larger. The original seedling axis terminates in an inflorescence (or rarely a parenchymatization of the apical meristem) when it is 0.5-1.0 m tall. There is a terminal cluster of usually three, sometimes four, leaves which follow the foliar helix but are separated by short internodes (Pl. 1, *F*).



Pl. 1. — **Neea amplifolia** : **A**, first branching of sapling, terminal inflorescence (i) and three branches (b) ; **B**, first branching of sapling, terminal inflorescence scar (is) and two branches (b) ; **C**, point of first branching in older plant with three branches as in **A** ; **D**, point of first branching in older plant with two branches as in B but with a new trunk unit (t) from a proleptic bud ; **E**, apical bud of sapling before terminal inflorescence is present, leaves numbered in sequence in this transverse section ; **F**, apical bud of sapling after inflorescence (i) and sylleptic branch buds are present, leaves numbered in sequence in this transverse section. Scale lines indicate magnification.

Three (in 70 % of 10 observed saplings) or two (in 30 %) axillary buds grow out as sylleptic branches (Pl. 1, *A-D*). These first branches arise from the larger distal bud in each leaf axil and show typical sylleptic morphology (Hallé et al., 1978) : an elongated basal internode (= hypopodium), no basal scalelike prophylls, and foliage leaves as the first foliar organs on the branch.

MODULE OR BRANCH UNIT

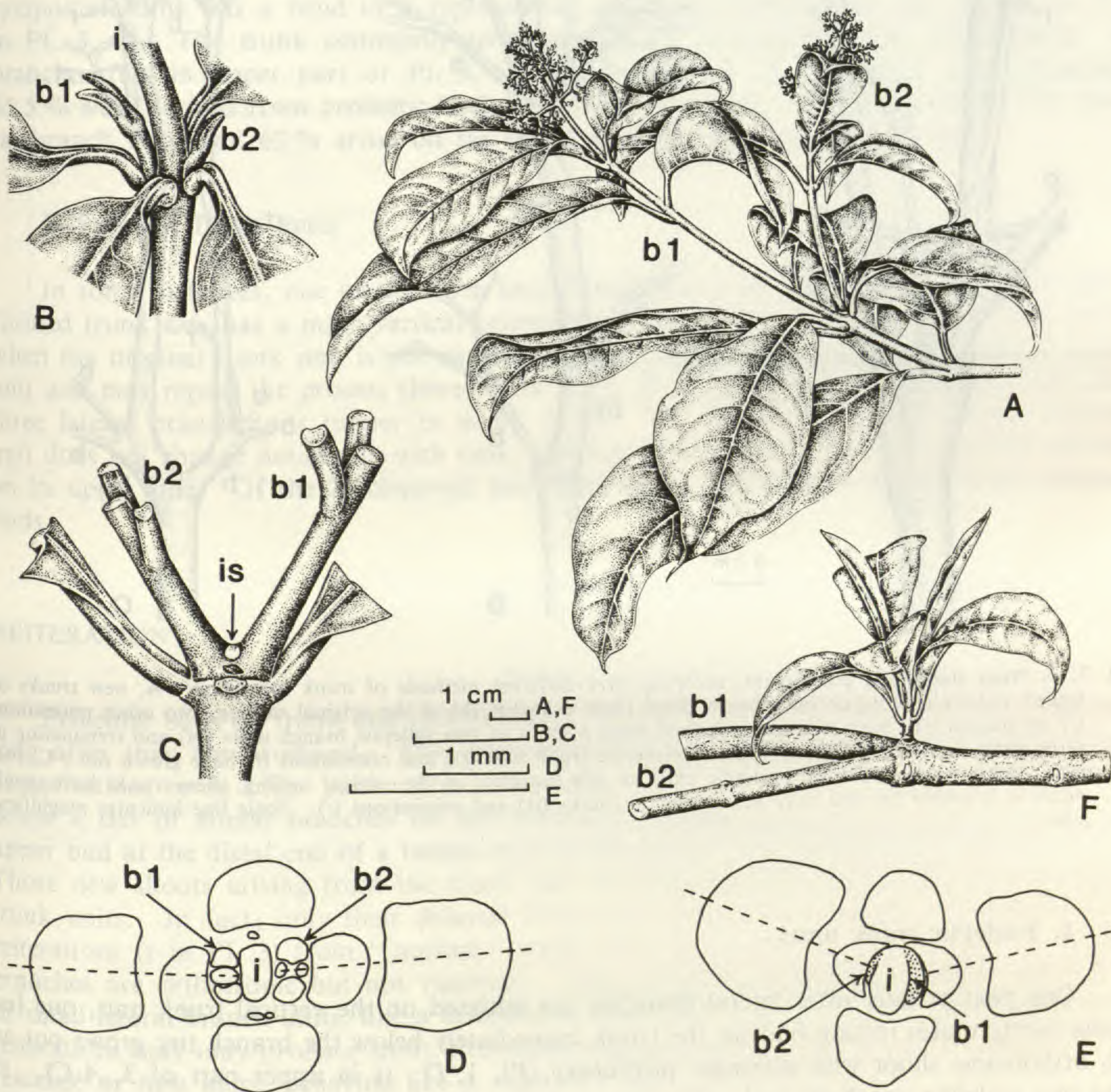
The branches are determinate morphological units or modules (= "articles"). The leaves are opposite to sub-opposite with a basically decussate phyllotaxy which is often distorted in a slight spiral or displacement of leaf pairs (Pl. 2, *D, E*). The long hypopodium is followed by a pair of leaves, a shorter internode, a sub-opposite pair with the upper leaf often displaced distally, a very short internode, a leaf pair, and a terminal paniculate inflorescence (Pl. 2, *A*). The lower leaf of each pair is always the larger. Occasionally, an extra leaf pair occurs with an elongated internode on either side so that the branch unit has three elongated internodes and eight leaves instead of the usual two internodes and six leaves. During the fall and early winter season (November to February) in Miami all units stop growing and produce inflorescences. This flowering response may occur when less than six leaves are present and frequently is associated with tiny scale leaves in place of foliage leaves. We assume that this is an abnormal response to the shorter days and cooler temperatures. During this period the orthotropic leader may also produced reduced scale leaves before flowering.

LATERAL BRANCHES

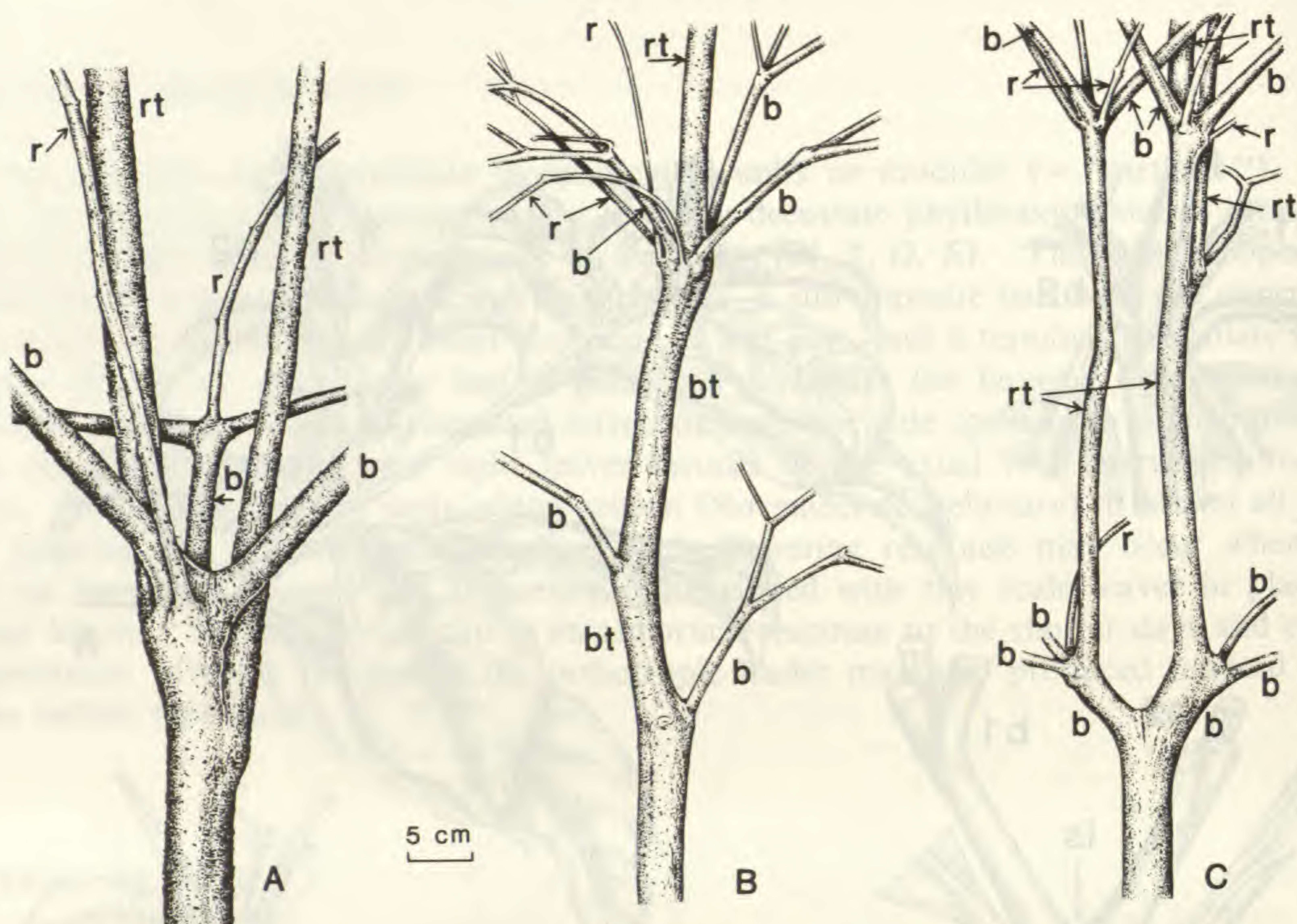
All lateral branches are initially sympodial and basically plagiotropic. A lateral branch enlarges by a series of branch units which all together form the branch complex. The upper bud in the axil of the two distal leaves on each unit grow out sylleptically as new units of the complex (Pl. 2, *B, C*). Usually, the plane of branching is not exactly horizontal (Pl. 2, *E*). The lower unit (b1 in Pl. 2, *B, C*) tends to be more vigorous than the upper (b2) and has larger leaves and longer internodes. Therefore, ramification within a branch complex is asymmetrical, and one or more main lateral branch axes are established by a series of lower units (b in Pl. 4, *A*) by a process described in the section on geometry. Lateral branches grow and flower continuously except for the cooler months (November to February) in Miami. Plants were only observed in their native habitat during the month of May.

TRUNK FORMATION

The original seedling axis establishes the base of the orthotropic trunk, and it ends in a tier of lateral branch complexes (Pl. 1, *A, B* ; 3, *A, C*). A trunk is built up by a later series of orthotropic, sympodial units which can develop in two different ways, either proleptically or sylleptically.



Pl. 2. — **Neea amplifolia** : **A**, branch units with dominant (b1) and subdominant (b2) flowering units from end of older unit ; **B**, end of old unit with terminal inflorescence (i) and growing branch units (b1, b2) ; **C**, end of older unit with inflorescence scar (is) and bases of mature branch units (b1, b2) ; **D**, apical bud of young branch unit after inflorescence (i) and new unit buds (b1, b2) formed, decussate phyllotaxy seen in this transverse section ; **E**, apical bud as in D but at younger stage, distorted decussate phyllotaxy seen in this transverse section. Scale lines indicate magnifications.



Pl. 3. — **Neea amplifolia**, older plants showing three different methods of trunk formation : **A**, new trunks or leaders (rt) from proleptic buds below distal three branches (b) of the original sapling, two other reiterations (r) are present ; **B**, base of a trunk derived from a series of two sylleptic branch units (bt) and terminating in three distal branches (b) below which a proleptic trunk unit (rt) and reiterations (r) have grown out ; **C**, two new trunks (rt) derived from proleptic buds on side branches of the original sapling, these trunks have terminated in branches (b) and have new proleptic trunks (rt) and reiterations (r). Scale line indicates magnification.

1. Proleptic trunk units

One year or later after lateral branches are initiated on the vertical trunk unit, one (or more rarely more) resting bud on the trunk immediately below the branch tier grows out as an orthotropic shoot with alternate phyllotaxy (Pl. 1, *D* ; rt in upper part of 3, *A-C*). It has two scalelike prophylls and often one or more additional reduced leaves before normal alternate and spirally arranged foliage leaves are produced. The shoot behaves like the original seedling axis and ends in an inflorescence and distal cluster or tier of lateral branch complexes. Out of 53 observed proleptic units (regardless of position of origin and including some reiterations), 34 % terminated in two branches and 66 % terminated in three branches. This proportion of the number of branches per tier is similar to that found in seedling axes. However, among those trunk units which terminated in three branches, 11 % had one or two sickly or soon aborting branches, thereby producing one or two functional lateral branches.

Another form of the proleptic trunk arises from a resting bud on the upper side of the distal end of a branch unit, usually the first unit at the base of the branch complex (rt in lower part of Pl. 3, *C*). The bud is next to the old inflorescence scar. In this case, the sympodial trunk has a bend in it representing the lateral branch unit (the two lowest b's in Pl. 3, *C*). The trunk commonly terminates in an inflorescence and distal cluster of branches (b's in upper part of Pl. 3, *C*). Of a total of 29 new trunk units observed, 65.5 % were derived from proleptic buds. Among these units, 37 % arose on the first lateral branch unit, and 63 % arose on the old trunk unit below the branch tier.

2. Sylleptic trunk units

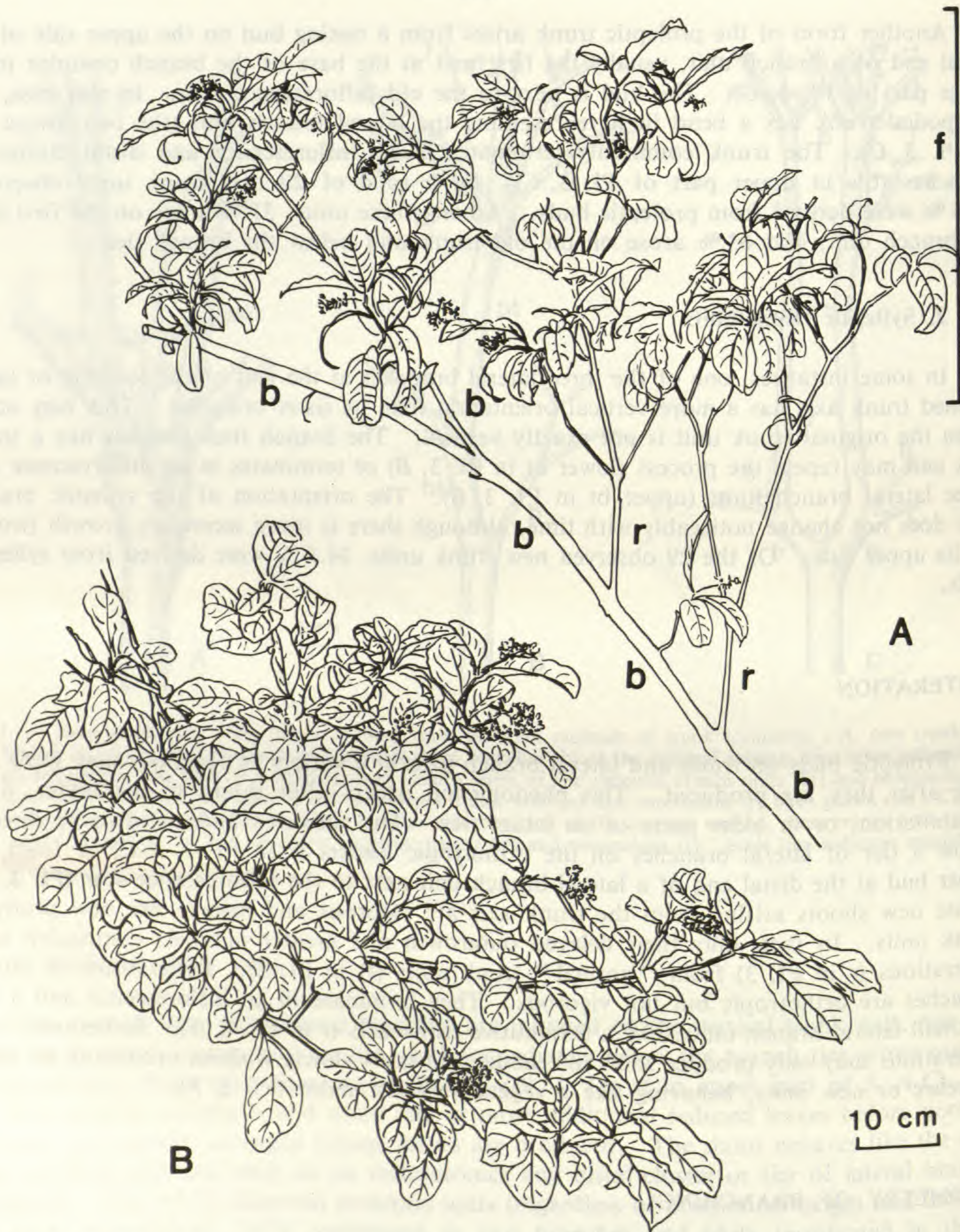
In some instances, one of the three lateral branches at the end of the seedling or later-formed trunk axis has a more vertical orientation than its sister branches. This may occur when the original trunk unit is not exactly vertical. The branch then behaves like a trunk unit and may repeat the process (lower bt in Pl. 3, *B*) or terminates in an inflorescence and three lateral branch units (upper bt in Pl. 3, *B*). The orientation of the sylleptic branch unit does not change noticeably with time, although there is more secondary growth (wood) on its upper side. Of the 29 observed new trunk units, 34.5 % were derived from sylleptic buds.

REITERATION

Proleptic buds on trunk and lateral branch axes in a variety of locations may grow out long after they are produced. This phenomenon occurs after injury to the leader, after decaptitation, or in older parts of an intact tree. The activated buds tend to be directly below a tier of lateral branches on the orthotropic leaders (r in Pl. 3, *A-C*) or from the upper bud at the distal end of a lateral branch unit next to the inflorescence scar (Pl. 2, *F*). Those new shoots arising from the trunk axis are vigorous and behave like new proleptic trunk units. In fact, only their delayed outgrowth and greater numbers distinguish such reiterations (r in Pl. 3) from "normal" trunk units (rt in Pl. 3). Reiterations on lateral branches are orthotropic but not vigorous. They terminate in an inflorescence and a tier of small lateral branch units, like a deminutive trunk axis (r in Pl. 4, *A*). Sometimes, such reiterations may only produce short internodes and grow slowly without producing an inflorescence or new units, behaving like a vegetative short shoot (Pl. 2, *F*).

GEOMETRY OF BRANCHING

The arrangement and orientation of all axes of the tree will be described, and averages ($\bar{x}$) of observed values are given (n = number of observations, s = standard deviation). These values are used for computer simulations in the next section.



Pl. 4. — **Neea amplifolia**, parts of the canopy or crown in mature plants : **A**, base of lateral branch complex viewed from side, having a series of original branch units (b) and erect reiterations (r) which terminate in two or three lateral branches ; although the main lateral branch axis is oblique, the foliage layer (f) is essentially horizontal ; **B**, periphery of an old lateral branch at the base of the crown viewed from the side ; the main lateral branch axis bends down with new units bending upwards. Scale line indicates magnification.

The seedling axis or first trunk unit is radially symmetrical. Transverse sections of apical buds (Pl. 1, *E*) show that the average angle of divergence (α) between successive leaves is 135.4° (n = 12, s = 9.199) which is very close to the theoretical divergence angle for a 3/8 phyllotactic spiral (= 135.0°). Because the genetic spiral (foliar helix) is compressed at the level of branching we could not directly measure α with certainty. We assumed that sequential buds developed into branches and, therefore, estimated α. The average of the largest two of the three α's observed in branch tiers with three lateral branches (as in Pl. 1, *A, F*) is 133.1° (n = 22, s = 21.778). In tiers with only two laterals (as in Pl. 1, *B*), the largest of the two α's is 194.0° (n = 5, s = 10.246) which is 14° away from an opposite leaf arrangement (180°). This indicates a possible change in phyllotaxy below the terminal inflorescence from alternate to decussate.

The inclination with respect to gravity of the first units of lateral branches (Inc_0) is initially 22.8° (n = 9, s = 8.899) from vertical but increases with age until it stabilizes at 37.0° (n = 12, s = 6.901) after one year (see Pl. 5, *A, B*). However, the inclination of successive branch units (Inc_1, Inc_2) on the lateral branch complex becomes more horizontal with position away from the trunk (see Pl. 5, *B, C*). The inclination changes as shown in Table 1. The inclination of both units (Inc_1 and Inc_2) at the first bifurcation on a branch (N = 1) is essentially equal ($Inc_1 - Inc_2 \simeq 0$).

TABLE 1 : Inclination (Inc) of successive branch units in a lateral branch complex with respect to gravity. Mean ($\bar{x}$) in degrees, standard deviation (s), and sample size (n) are given. See Pl. 5 & 6, *A* for definitions of inclinations.

	Inc_0 (First unit)	Inc_1 (Dominant unit, R_1)				Inc_2 (Subdominant unit, R_2)			
Order (N)	0	1	2	3	4	1	2	3	4
$\bar{x}$	37.0	52.9	61.8	73.8	73.4	60.2	50.8	58.0	50.6
s	6.90	13.32	17.08	7.77	8.83	6.70	14.56	13.42	12.43
n	12	10	12	7	11	4	6	7	9

	$Inc_1 - Inc_2$ (Difference between daughter units)[a]			
Order (N)	1	2	3	4
$\bar{x}$	2.0	21.7	12.2	23.6
s	7.29	14.86	11.01	18.83
n	6	9	8	8

a. ($Inc_1 - Inc_2$) determined only from differences between paired values, therefore sample sizes are smaller than for Inc_1 and Inc_2 separately.

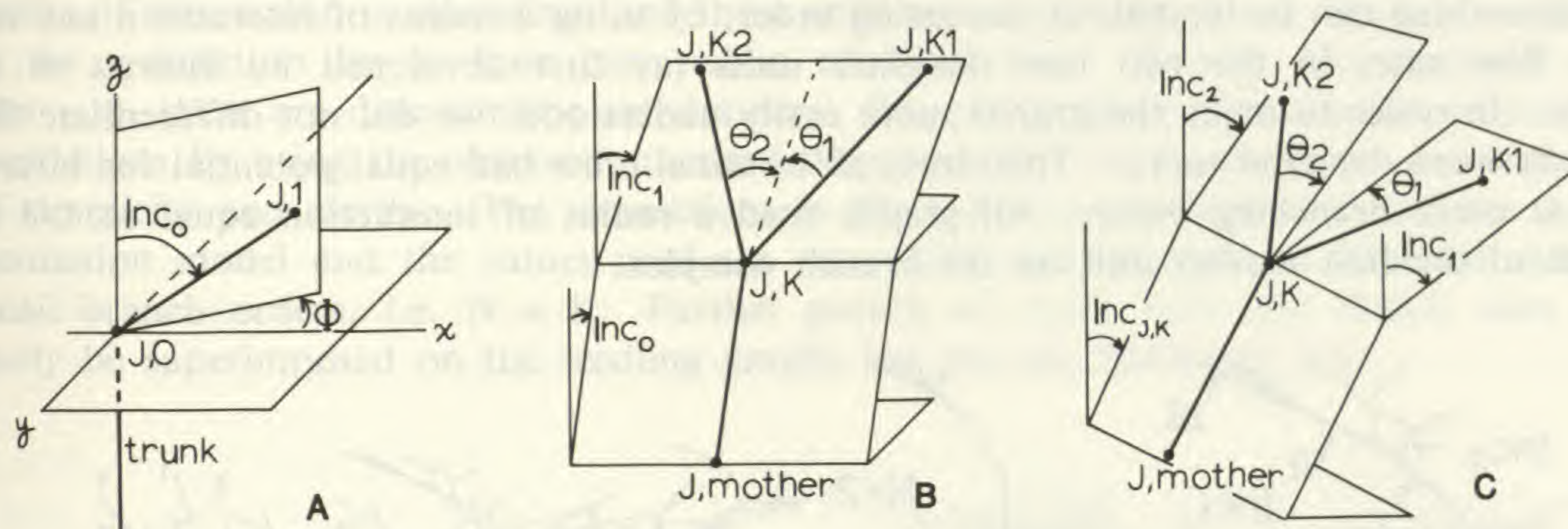
The extensions of these two initial branch units form the two main axes and establish the general plane of the branch complex. However, in successive bifurcations the inclination of $unit_1$ becomes more horizontal, until it is orientated at a stable 70° after the second order ($N \geq 3$). The data shown in Table 1 may seem contradictory at first viewing because of the different way data were collected for inclinations (upper part of Table) and differences (lower part of Table). Many individual branch units were pooled to get the average inclinations of a unit at a given order. Only paired new daughter units, those of the same bifurcation, were used to calculate the difference between new units and account for the discrepancies in absolute values. The differences in orientation between $unit_1$ and $unit_2$ ($Inc_1 — Inc_2$) ranges from 12.2 to 23.6°. $Unit_2$ is positioned out of the overall plane of the branch complex as the result of the non-horizontal plane of phyllotaxy (see Pl. 5, *C*; 6, *A*). This change in geometry is due to a positioning of $unit_2$ away from a position that is strictly opposite $unit_1$. In sectioned buds (Pl. 2, *E*) this change was 22.1° (s = 14.264, n = 7) ranging from 6 to 42°. Thus, the changes in Inc_2 are seen early in development and are not a result of later reorientation of the units. Taking into account the relatively large variances of the data in Table 1, we will approximate inclination values as given in the Appendix.

The bifurcation or branching angle of the new daughter units is defined as the angle between the mother and each new daughter unit (θ_1 and θ_2, respectively) measured in the most horizontal plane that includes the daughter unit (see Pl. 5, *B, C*). The sign of the angle indicates the relative direction, either left or right. Of the two new units, the dominant unit ($unit_1$) alternates its direction (see Pl. 6, *C*), and therefore its sign, with increasing orders of bifurcation (N). At the first bifurcation ($N = 1$), $|\theta_1| = |\theta_2| = 39°$. At higher orders ($N > 1$), $|\theta_1| < |\theta_2|$ although the total bifurcation angle ($|\theta_1| + |\theta_2|$) remains roughly constant as seen in Table 2.

TABLE 2 : Branching angles of daughter units in the lateral branch complex measured in the horizontal plane. Data given as : $\bar{x} \pm s$ (n) in degrees. See Pl. 5, *B, C* for definition of angles.

Order (N)	θ_1	θ_2	$\|\theta_1\| + \|\theta_2\|$
1	39.2 ± 4.969 (5)	— 39.4 ± 4.505 (5)	78.6
2	22.3 ± 9.539 (9)	— 41.5 ± 7.923 (9)	63.8
3	25.1 ± 4.750 (6)	— 51.3 ± 14.541 (6)	76.4
≥ 4	23.8 ± 4.810 (7)	— 46.5 ± 20.023 (7)	70.3

With continued lateral branch growth each $unit_2$ also grows and flowers. However, more frequently only one new branch $unit_1$ develops instead of two new units. This single branch unit extends the old mother axis (which is a $unit_2$) in almost the same direction, i.e. $\theta_1 \simeq 0$, and a new $unit_2$ is less frequently produced on the old $unit_2$ mother. This aspect of a decrease in the frequency of branching is not dealt with in the later computer simulations because flow rates, which would approximate such changes, are not used.



Pl. 5. — Diagrams of the geometry of branch units and of the parameters and symbols used in describing the position of the units : **A**, position of the first mother unit on the first branch of a tier ; Φ is a randomly selected angle in the xy-plane taken from the + x-axis ; Inc_0 is in a plane perpendicular to the xy-plane including the z-axis (= trunk) ; **B**, first bifurcation of a lateral branch (N = 1) in which $\theta_1 = \theta_2$; Inc_0 and Inc_1 are indicated ; **C**, later bifurcation of a lateral branch (N > 1) in which $\theta_1 \neq \theta_2$ and $Inc_1 \neq Inc_2$. See text (Pl. 6, *A, C*) and Appendix for further explaination.

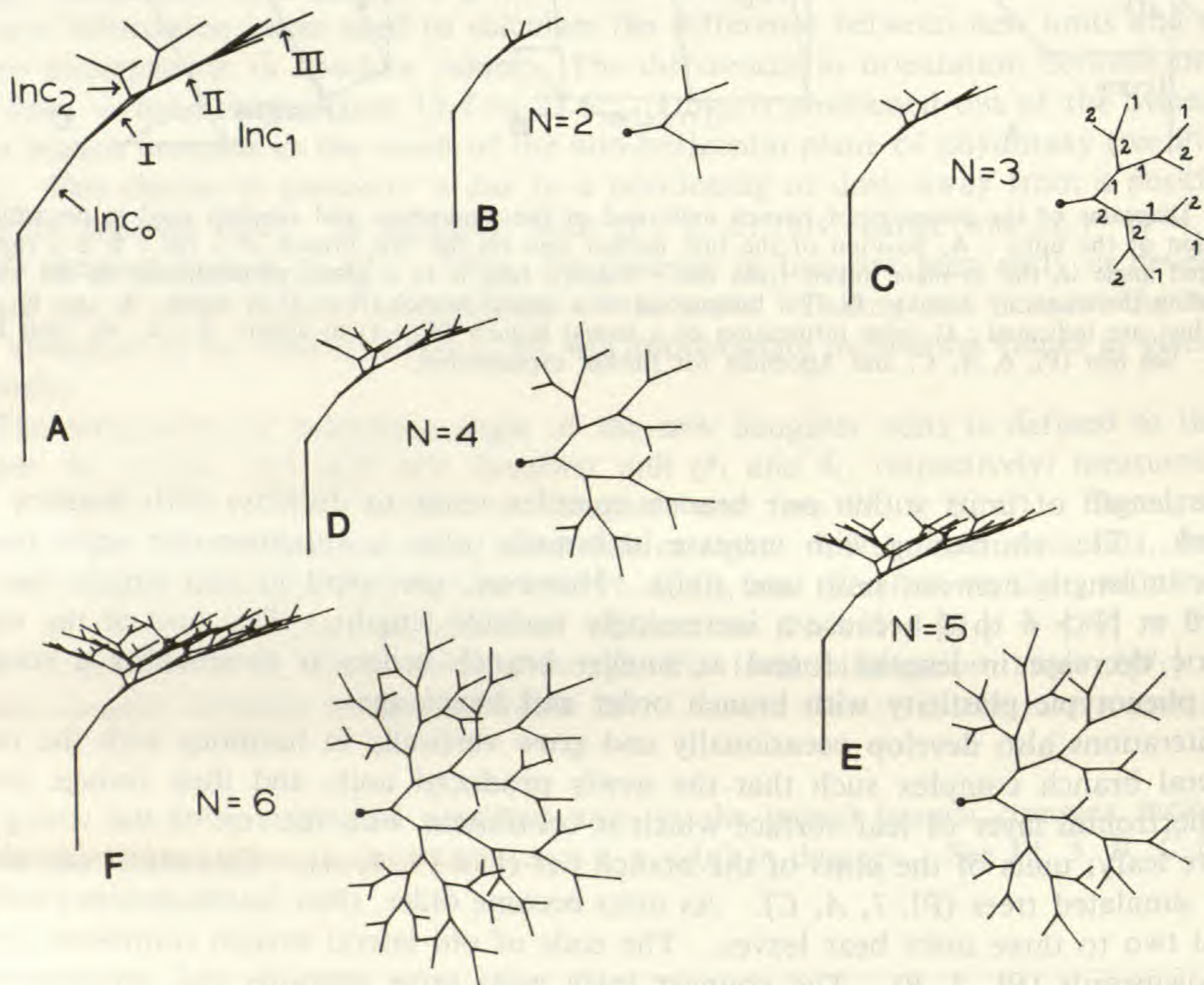
The length of units within one branch complex tends to decrease with distance from the trunk. This shortening with increase in branch order is superimposed upon the differences in length between $unit_1$ and $unit_2$. However, the trend in unit lengths becomes obscured at N > 6 to 8 because a increasingly variable lengths. This loss of the regular geometric decrease in lengths found at smaller branch orders is presumably a result of greater phenotypic plasticity with branch order and hence age.

Reiterations also develop occasionally and grow vertically in harmony with the rest of the lateral branch complex such that the newly produced units and their foliage form a nearly horizontal layer of leaf surface which is continuous with the rest of the young, and therefore leafy, units of the units of the branch tier (f in Pl. 4, *A*). This effect can also be seen in simulated trees (Pl. 7, *A, C*). As units become older, their leaves abscise ; only the terminal two to three units bear leaves. The ends of old lateral branch complexes tend to bend downwards (Pl. 4, *B*). The younger leafy units grow upwards and compensate for their initial orientation, thereby displaying a plastic response common in many trees.

COMPUTER SIMULATION AND THREE-DIMENSIONAL GRAPHICS

We ran a graphic simulation of the three-dimensional arrangement of the seedling axis and of the branch units of the first tier of lateral branches. The computer program is able to use means and standard deviations of the observed values to compute stochastic values for all parameters illustrated in Pl. 5. The parameter values, which are chosen to approximate observed values, and the details of the trigonometric equations are given in the Appendix.

Branching can be limited, at increasing order, by using a radius of interaction and unequal flow rates in the two new daughter units (as first developed by HONDA et al., 1982). In order to make the graphs more easily understood, we did not differentiate flow rates between daughter units. Therefore, all terminal units had equal potential for bifurcation at every branching order. All graphs used a radius of interaction equal to 1/3 the length of the first mother unit on the branch complex.

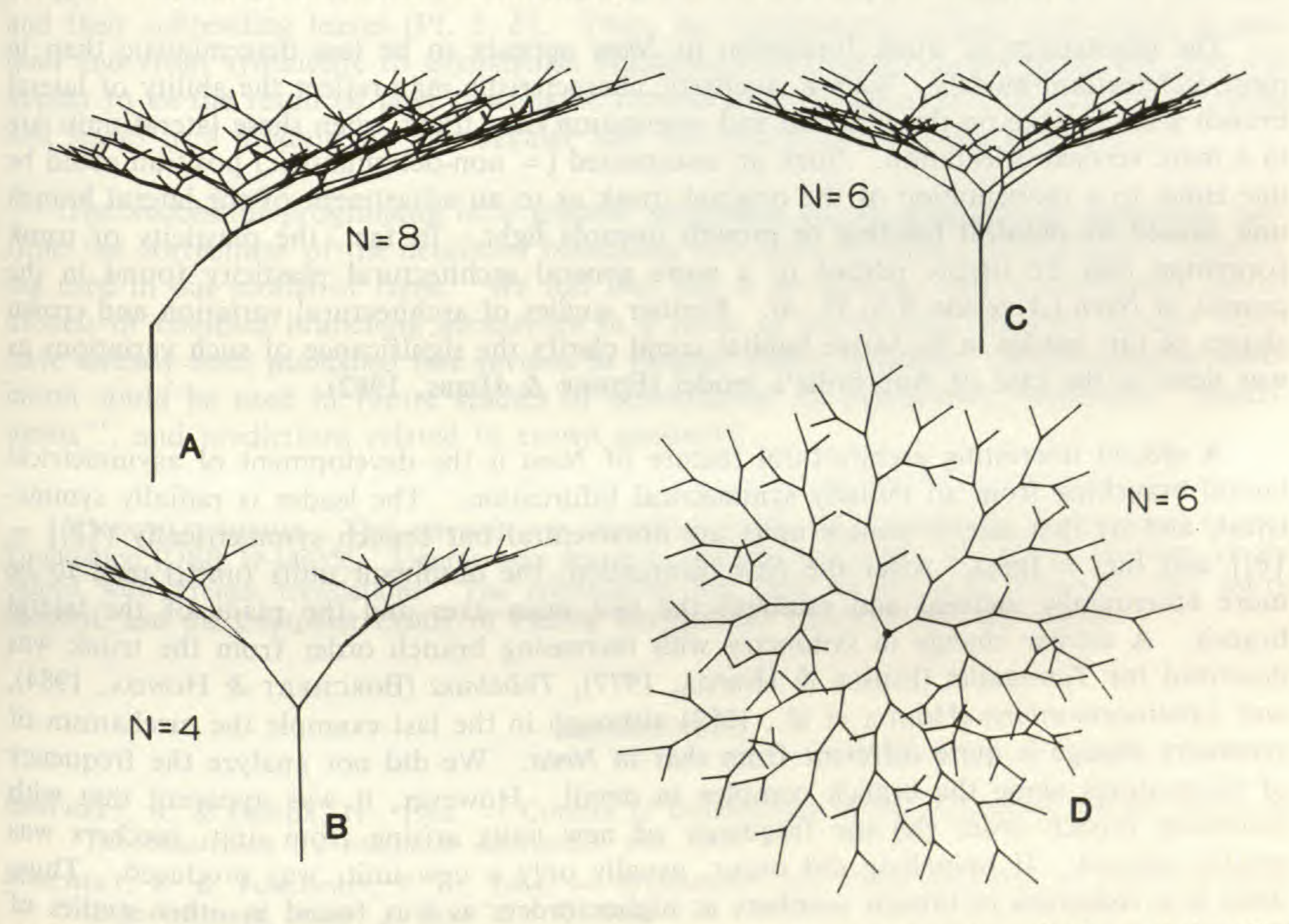


Pl. 6. — Graphic simulations of single branch complexes at the end of a vertical seedling trunk of **Neea** : **A**, branch after three bifurcations (N = 3) in side view ; inclinations of the first mother unit of the complex (Inc_0) and of the series (I, II, III) of dominant units (Inc_1) ; the inclination of $unit_2$ (Inc_2) at N = 2 is also indicated ; **B-F**, complexes with increasing bifurcation (N = 2 to 6) viewed from the side and from overhead ; the identities of $unit_1$ and $unit_2$ are shown in C.

A series of branch complexes is shown in Pl. 6, *B-F*. The complexes increase in branch order similar to a uniformly growing branch at discrete bifurcation intervals, which does not really occur in nature. The simulation does not account for terminal units which are still growing. In Pl. 6, *A* the changes in inclination from Inc_0 to Inc_1 (N = 1 to 3) are clear, as is the difference between Inc_1 (II) and Inc_2 at N = 2.

Views of tiers with two and three branch complexes are shown in Pl. 7. The overhead view of a tier may appear to have overlapping units (as in Pl. 6, *F* ; 7, *D*). In fact, the

radius of interaction is operating, and these units are at different levels which are separated in the z-direction by at least one radius of interaction. Because the standard deviation = 0, these are deterministic simulations. We can produce a population of stochastic simulations by using the observed standard deviations but chose not to do so for the sake of simplicity and clarity. The simulations in Pl. 6 & 7 are realistic and indicate that the simulation model and the values used are reasonable and accurate, at least for relatively small branch orders, i.e. N = 8. Further growth of trunk units and branch tiers could easily be superimposed on the seedling graphs but are not illustrated here.



Pl. 7. — Graphic simulations of a single branch complex and of branch tiers at the end of a vertical seedling trunk of **Neea** : **A**, complex after eight bifurcations (N = 8) in side view ; **B**, tier with two branch complexes at N = 4 in side view ; **C** & **D**, tier with three branch complexes at N = 6 viewed from the side and from overhead.

DISCUSSION

Modular construction in *Neea* is well defined and regular, but a problem arises in interpreting the mechanism of height increment. One or more main trunk axes are regularly produced by either one of two methods : 1) from a fundamentally lateral, sylleptic branch unit ; or 2) from a resting, proleptic bud located either below the terminal ramification of

the preceeding trunk unit or on a lateral branch unit. The first method would place this species in Koriba's architectural model, and the second would place it in Prévost's model (according to HALLÉ et al., 1978). In addition, other new trunk units may later arise from proleptic buds on lateral branches. Since such trunks are usually small and not as vigorous as the sapling axis, they are interpreted as reiterations. However, the distinction between reiterations and the main trunk units in Prévost's model is a matter of the relative degree of vigour, as one of us (JBF) has observed in *Alstonia scholaris* (*Apocynaceae*), and thus remains subjective in the absence of more objective quantification.

The mechanism of trunk formation in *Neea* appears to be less deterministic than in most architectural models. Such a stochastic characteristic may reflect the ability of lateral branch units to take on the function and orientation of a trunk when these lateral units are in a more vertical orientation. Such an unexpected (= non-deterministic) position could be due either to a reorientation of the original trunk or to an adjustment of the lateral branch unit caused by physical bending or growth towards light. In fact, the plasticity of trunk formation may be simply related to a more general architectural plasticity found in the crowns of *Neea* (*A* versus *B* in Pl. 4). Further studies of architectural variation and crown shapes of this species in its native habitat could clarify the significance of such variations as was done in the case of Aubréville's model (FISHER & HIBBS, 1982).

A second interesting architectural feature of *Neea* is the development of asymmetrical lateral branching from an initially symmetrical bifurcation. The leader is radially symmetrical, and its first lateral branch units are dorsiventral but branch symmetrically ($|\theta_1| = |\theta_2|$ and $Inc_1 = Inc_2$). After the first bifurcation, the dominant units ($unit_1$) tend to be more horizontally inclined and establish the two main axes and the plane of the lateral branch. A similar change in symmetry with increasing branch order from the trunk was described for *Terminalia* (FISHER & HONDA, 1977), *Tabebuia* (BORCHERT & HONDA, 1984), and *Tabernaemontana* (HONDA et al., 1982) although in the last example the mechanism of symmetry change is quite different from that in *Neea*. We did not analyze the frequency of bifurcations along the branch complex in detail. However, it was apparent that with increasing branch order (N) the frequency of new units arising from $unit_2$ mothers was greatly reduced. If branching did occur, usually only a new $unit_1$ was produced. Thus, there is a reduction in branch numbers at higher orders as was found in other studies of branching pattern and geometry (BORCHERT & HONDA, 1984 ; BORCHERT & TOMLINSON, 1984 ; HONDA et al., 1981).

In *Neea* the subdominant units become more vertical and are positioned out of the general plane of the branch complex. In this way, the foliage layer of the lateral branch becomes thicker than in a more planar branch complex, e.g. *Terminalia* (FISHER & HONDA, 1979). Later reiterations from branch units, proceeding from the trunk to the periphery of a branch complex, grow in harmony so that the new leaves borne on these reiterations are maintained within a defined horizontal layer of foliage (f in Pl. 4, *A*). In the drooping, distal regions of large branches, the geometry is quite changed. New modules all bend upward to maintain the horizontal orientation of the foliage layer (Pl. 4, *B*). This would seem to be an opportunistic (= plastic) response to displacement of the lateral branch from

the horizontal. The distinction between opportunistic and deterministic patterns of growth and organization has been given by HALLÉ et al. (1978). The degree of environmentally induced plasticity, i.e. opportunistic architecture, was documented for Aubréville's model by FISHER & HIBBS (1982) and FISHER (in press). Only certain parameters of crown geometry appear to be plastic under differing light intensities, while others are strongly deterministic and constant.

The sections of young branch units show that the unequal inclination of the two daughter branch units is clearly established at or very soon after initiation of the unit buds and their subtending leaves (Pl. 2, *E*). Thus, the fundamental change from equal to unequal and from symmetric to asymmetric branching occurs early in ontogeny and does not appear to be the result of later twisting or reorientation of the axis. The number of nodes and leaves in a module are also regular and determined early in the bud.

The successful programing of a graphic simulation of the geometry of branching confirms the correctness of the details of branching rules and descriptive parameters of branching used in our model of *Neea*. We feel that this is yet another step in developing spatial models of complex branching geometries in a series of increasingly complex models which have already been published (see reviews in FISHER, 1984 ; in press). Such a graphic simulation could be used in future studies of optimization of parameters, theoretical "experiments", and predictions related to crown geometry.

ACKNOWLEDGMENTS : This research was supported partly by a grant from the National Science Foundation (DEB 79-14635). Figures were drawn by Priscilla FAWCETT. Dr. Michel MONNIER kindly helped with French translations. The cooperation and help of Dr. J. C. COMFORT, Mr. Barry BRANCH, and the Computer Center of Florida International University are appreciated.

REFERENCES

BORCHERT, R. & HONDA, H., 1984. — Control of development in the bifurcating branch system of Tabebuia rosea : a computer simulation. *Bot. Gaz.* 145 : 184-195.

BORCHERT, R. & TOMLINSON, P. B., 1984. — Architecture and crown geometry in Tabebuia rosea (Bignoniaceae). *Amer. J. Bot.* 71 : 958-969.

DE CASTRO E SANTOS, A., 1980. — Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération. *Biotropica* 12 : 194-197.

FISHER, J. B., 1984. — *Tree architecture : relationships between structure and function. In* WHITE, R. A. & DICKISON, W. C. (eds.), *Contemporary problems in plant anatomy*, pp. 541-589. Academic Press, Orlando.

FISHER, J. B., in press. — *Branching patterns and angles in trees. In* GIVNISH, T. J. (ed.), *On the economy of plant form and function.* Cambridge University Press, New York.

FISHER, J. B. & HIBBS, D. E., 1982. — Plasticity of tree architecture : specific and ecological variations found in Aubréville's model. *Amer. J. Bot.* 69 : 690-702.

FISHER, J. B. & HONDA, H., 1977. — Computer simulation of branching pattern and geometry in Terminalia (Combretaceae), a tropical tree. *Bot. Gaz.* 138 : 377-384.

FISHER, J. B. & HONDA, H., 1979. — Branch geometry and effective leaf area : a study of Terminalia-branching pattern. 2. Survey of real trees. *Amer. J. Bot.* 66 : 645-655.

HALLÉ, F., 1978. — *Architectural variation at the specific level in tropical trees. In* TOMLINSON, P. B. & ZIMMERMANN, M. H. (eds.), *Tropical trees as living systems*, pp. 209-221. Cambridge University Press, Cambridge.

HALLÉ, F. & OLDEMAN, R. A. A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson, Paris, 178 p.

HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B., 1978. — Tropical trees and forests : an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin, 441 p.

HIBBS, D. E., 1981. — Leader growth and the architecture of three North American hemlocks. *Can. J. Bot.* 59 : 476-480.

HONDA, H., TOMLINSON, P. B. & FISHER, J. B., 1981. — Computer simulation of branch interaction and regulation by unequal flow rates in botanical trees. *Amer. J. Bot.* 68 : 569-585.

HONDA, H., TOMLINSON, P. B. & FISHER, J. B., 1982. — Two geometrical models of branching of botanical trees. *Ann. Bot.* 49 : 1-11.

REFFYE, P. DE, 1983. — Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. IV. Programmation sur micro-ordinateur du tracé en trois dimensions de l'architecture d'un arbre. *Café, Cacao, Thé* 27 : 3-20.

APPENDIX

Simulations of branch geometry

The derivations of the space coordinates of the end points of all trunk and branch units are described below. The arrangement of the x, y and z-axes are given in Pl. 5, *A*. The inclination of the first unit of a lateral branch (θ_{oi}) at the end of a trunk unit is also shown. The direction of the first branch unit is taken as a random angle (Φ), thereafter sequential branches are (= 135°) apart, except for the case with only two branches per tier which are 180° apart. The first bifurcation of a branch (N = 1) is shown in Pl. 5, *B* in which $Inc_1 = Inc_2$. A later bifurcation (N > 1) is shown in Pl. 5, *C* & 6, *A* in which $Inc_1 > Inc_2$. Values for the parameters used in the simulations are indicated below and are either equal to or approximate the observed means.

First bifurcation : N = 1 (see Pl. 5, *B*)

Length ratios of daughter/mother unit : $R_1 = R_2 = 0.87$
Branching angles of daughter units : $\theta_1 = \theta_2 = 40°$
Inclination angles of daughter units : $Inc_1 = Inc_2 = 50°$

Length of mother unit = $Leng_m = [PX_{JK}^2 + PY_{JK}^2 + (PZ_{JK} - PZ_{mother})^2]^{1/2}$
$Inc_1 = Inc_2$
Length of daughter units : $Leng_1 = R_1 Leng_m$; $Leng_2 = R_2 Leng_m$

End points of daughter units :

$$PX_{JK1} = PX_{JK} + [Leng_1 \sin(Inc_1) \cos(\Phi + \theta_1)]$$
$$PY_{JK1} = PY_{JK} + [Leng_1 \sin(Inc_1) \sin(\Phi + \theta_1)]$$
$$PZ_{JK1} = PZ_{JK} + [Leng_1 \cos(Inc_1) \cos(\theta_1)]$$

$$\left.\begin{array}{l} PX_{JK2} = \\ PY_{JK2} = \\ PZ_{JK2} = \end{array}\right\} \text{as above but substitute : } Leng_2,\ \theta_2,\ Inc_2$$

Later bifurcations : N > 1 (see Pl. 5, *C* & 6, *A*)

$R_1 = 0.95$, $R_2 = 0.76$; $|\theta_1| = 25°$, $|\theta_2| = 45°$ as measured in the most horizontal planes which include J, K and J, K1 and J, K and J, K2 ; respectively (Pl. 5, *C*).
Changes in the inclination :

when $N = 2$, $Inc_1 = 60°$, $Inc_2 = 50°$
when $N \geq 3$, $Inc_1 = 70°$, $Inc_2 = 50°$

$$U = PX_{JK} - PX_{mother}$$
$$V = PX_{JK} - PY_{mother}$$
$$W = PZ_{JK} - PZ_{mother}$$
$$PX_{JK1} = PX_{JK} + \left[\left(\frac{R_1 \sin (Inc_1)}{\sin (Inc_{JK})}\right)\left(U \cos (\theta_1) - \frac{V (U^2 + V^2 + W^2)^{1/2} \sin (\theta_1)}{(U^2 + V^2)^{1/2}}\right)\right]$$
$$PY_{JK1} = PY_{JK} + \left[\left(\frac{R_1 \sin (Inc_1)}{\sin (Inc_{JK})}\right)\left(V \cos (\theta_1) + \frac{U (U^2 + V^2 + W^2)^{1/2} \sin (\theta_1)}{(U^2 + V^2)^{1/2}}\right)\right]$$
$$PZ_{JK1} = PZ_{JK} + R_1 (U^2 + V^2 + W^2)^{1/2} \cos (\theta_1) \cos (Inc_1)$$
$$\left.\begin{array}{l} PX_{JK2} = \\ PY_{JK2} = \\ PX_{JK2} = \end{array}\right\} \text{as above but substitute } \theta_2, Inc_2, \text{ and } R_2$$

The computer program can use relative flow rates between the two daughter units and the mother unit and also can use the radius of interaction (both explained in HONDA et al., 1982) as a method to regulate the amount of branching within the branch complex. The frequency of bifurcations of both $unit_1$ and $unit_2$ are controlled in this way. For simplicity of presentation, the graphic simulations shown in Pl. 6 & 7 have flow rates of both $unit_1$ and $unit_2 = 1.0$ so that all units have the same potential to bifurcate at each branch order. However, branching was limited by the radius of interaction (the sphere of influence about the end points of pre-existing units which prevents a new unit from entering) equal to 1/3 the length of the first mother unit of the branch complex.

[illegible]

$B_1 = 0.92$, $B_2 = 0.76$; $|A_1| = 25°$, $|A_2| = 45°$ as measured on the [illegible] which include [illegible] respectively [illegible]

Changes in the evaluation :

when $N = 1$, [illegible]

when $N \geq 2$, [illegible]

$U = PX_B - PX_{[illegible]}$

$V = PY_B - PY_{[illegible]}$

$W = PZ_B - PZ_{[illegible]}$

[illegible]

$PX_{sc} =$, $PY_{sc} =$, $PZ_{sc} =$ as above and substitute h_s, inc_s and B_2

The computer program can use relative [illegible] between the [illegible] and the [illegible] and also can use the [illegible] to [illegible] the amount of branching within the branch complex. [illegible]

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 4 : 403-414.

Les Bégonias à placentation pariétale : cas de *Begonia masoniana* Irmscher

D. Barabé, L. Brouillet & C. Bertrand

Résumé : La fleur pistillée de *Begonia masoniana* (section *Coelocentrum*) possède un gynécée trimère. La placentation est axile dans la partie inférieure de l'ovaire et pariétale dans la partie supérieure. L'analyse de coupes sériées montre que chaque carpelle reçoit 5 faisceaux vasculaires à partir de la stèle : 1 faisceau dorsal, 2 faisceaux latéraux et 2 faisceaux ventraux. Le parcours des faisceaux libéro-ligneux nous conduit à adopter la théorie appendiculaire de l'ovaire infère dans ce genre. Chez *Begonia*, l'ovaire infère résulte de l'union intime des carpelles avec les pièces périanthaires. Dans ce cas-ci, seule la théorie appendiculaire permet d'expliquer le passage de la placentation axile à pariétale dans un même ovaire.

Summary : The pistillate flower of *Begonia masoniana* (section *Coelocentrum*) has a trimerous gynoecium. Placentation is axile in the inferior part of the ovary, and parietal in the upper part. An analysis of serial sections shows that each carpel receives five vascular bundles from the steles : one dorsal, two lateral and two ventral. The course of the vascular bundles leads us to accept the theory of the appendicular nature of the inferior ovary for this genus. In *Begonia*, the inferior ovary results from the union of the carpels to the perianth parts. In this case, the passage from axile to parietal placentation in a single ovary can be explained only by the appendicular theory.

Denis Barabé, Jardin botanique de la Ville de Montréal, 4101 rue Sherbrooke est, Montréal, Québec, Canada, H1X 2B2.
Luc Brouillet & Charles Bertrand, Institut botanique de l'Université de Montréal, 4101 rue Sherbrooke est, Montréal, Québec, Canada, H1X 2B2.

INTRODUCTION

En 1857, Payer voyait dans l'ovaire infère des Bégonias une structure de nature axile, formée par le réceptacle creusé en coupe, sur lequel s'insèrent les carpelles et les pièces du périanthe. Plus tard, van Tieghem (1891), en se basant sur des études d'anatomie comparée, arriva à une conclusion bien différente. D'après cet auteur, la paroi de l'ovaire infère est de nature appendiculaire et résulte de la concrescence des pièces du périanthe avec celles du gynécée. Défendue par Buchet (1928), cette interprétation fut fortement critiquée par Bugnon (1928*a, b*) qui considérait l'ovaire des Bégonias comme une cupule axiale. Saunders (1927), pour sa part, soutenait l'idée de la nature appendiculaire de l'ovaire des Bégonias, s'appuyant sur sa théorie du polymorphisme carpellaire. Cette dernière explication fut rejetée, entre autres, par Hall (1949) et Gauthier (1950). Gauthier (1950), dans une étude

approfondie de la fleur pistillée de cinq espèces de *Begonia*, a cependant conclu à la nature appendiculaire de l'ovaire des Bégonias. Mais P. & F. BUGNON (1952-1953) s'attaquèrent vivement aux idées de GAUTHIER en maintenant radicalement leur point de vue. A ce propos, PURI (1952) considérait qu'incontestablement les faisceaux décrits par GAUTHIER (1950) étaient foliaires. Cependant, toujours d'après cet auteur, si la croissance intervient dans l'écorce de l'axe floral, pour produire la paroi de l'ovaire infère, celui-ci sera à la fois axial et sans faisceaux récurrents, parce que ne comportant pas de zone stélique. Les faisceaux qu'on y verra seront foliaires, mais ce seront des traces foliaires cheminant dans l'écorce de l'axe. Selon PURI (1952), il est presque impossible de déterminer s'il s'agit d'un ovaire de nature corticale ou appendiculaire. LEINFELLNER (1954) note que l'architecture vasculaire du tépale de Bégonia est identique à celle de la bractée. Ainsi, dit-il, il ne paraît pas manquer au tépale de région inférieure qui serait utilisée pour la formation de la paroi ovarienne. Poursuivant ses travaux sur les Bégoniacées, GAUTHIER publia, en 1959, une étude anatomique de la fleur pistillée de *Hillebrandia sandwicensis* Oliver qui aide à mieux comprendre la nature de l'ovaire infère des Bégonias. Récemment, LECOCQ (1977), après avoir analysé des fleurs pistillées normales et tératologiques de *Begonia × tuberhybrida* Voss arrive à la même conclusion. Enfin, l'étude de deux espèces de la section *Sphenanthera* (BARABÉ, 1981 ; BARABÉ & CHRÉTIEN, 1983) a montré que le type d'organisation vasculaire observé par GAUTHIER (1950) et LECOCQ (1977) sur des gynécées trimères se répète aussi sur des gynécées tétramères.

Les différentes études sur l'ovaire des Bégonias ont porté sur des fleurs à placentation axile. Or, on trouve des espèces possédant une placentation pariétale, au moins dans la portion supérieure de l'ovaire, dans 4 des 81 sections du genre (BARANOV & BARKLEY, 1974) : *Coelocentrum* (asiatique), *Ewaldia* (américaine), *Mezierea* (africaine) et *Parietoplacentalis* (américaine). D'après REITSMA (1983), ce caractère serait aussi très répandu dans les sections *Tetraphila* et *Squamibegonia* (africaines). Il peut être intéressant, pour comprendre la structure florale des Bégoniacées, de comparer des fleurs de Bégonias à placentation pariétale avec la fleur de *Hillebrandia sandwicensis* dont l'ovaire est lui aussi formé de deux régions : l'une, à la base, à placentation axile, et l'autre, supérieure, à placentation pariétale. C'est dans le but d'apporter une contribution à l'étude des ovaires infères en général, et à celle des Bégonias en particulier, que nous avons entrepris l'étude anatomique de *B. masoniana* (section *Coelocentrum*), qui possède un ovaire de ce type.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les deux fleurs étudiées ont été cueillies sur un spécimen de *Begonia masoniana* Irmscher (No. 2341-54) provenant du Jardin botanique de la Ville de Montréal. Lors de la cueillette, les fleurs ont été fixées au FAA-70 % (90 % d'éthanol 70 %, 5 % de formol de commerce à 35 % et 5 % d'acide acétique). Ensuite, elles ont été déshydratées à l'alcool butylique tertiaire et incluses au Paraplast de pF 56° C. Les coupes sériées de 10 μm d'épaisseur ont été colorées à la safranine et au bleu astra.

OBSERVATIONS

Morphologie externe

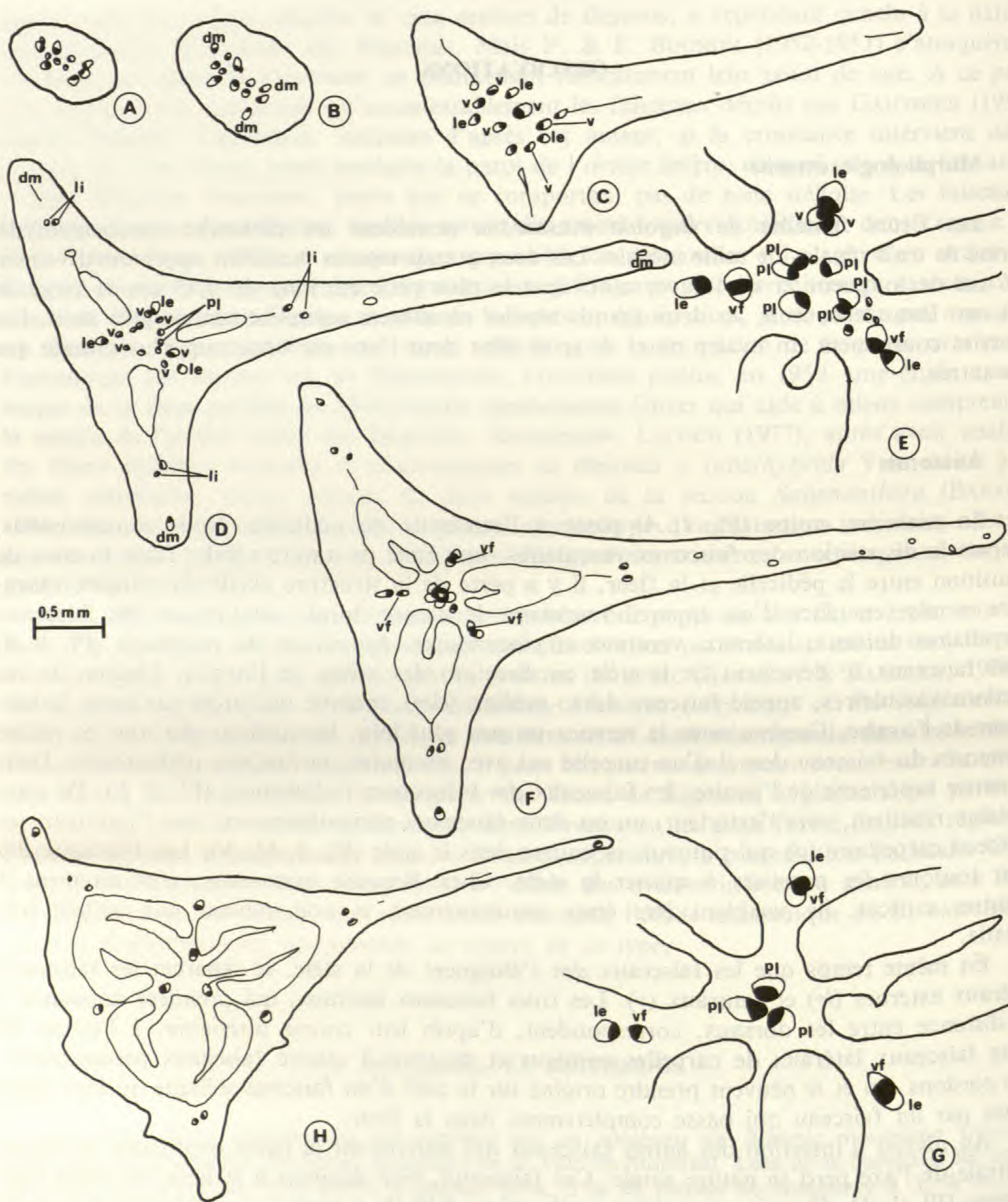
Les fleurs femelles de *Begonia masoniana* possèdent un périanthe monochlamydé, formé de trois tépales de taille inégale. Les deux grands tépales mesurent approximativement 0,6 cm de longueur et de largeur alors que le plus petit est long de 0,15 cm et large de 0,1 cm. Dans le bouton, les deux grands tépales recouvrent complètement le plus petit. Les 3 styles couronnent un ovaire muni de trois ailes dont l'une est beaucoup plus grande que les autres.

Anatomie

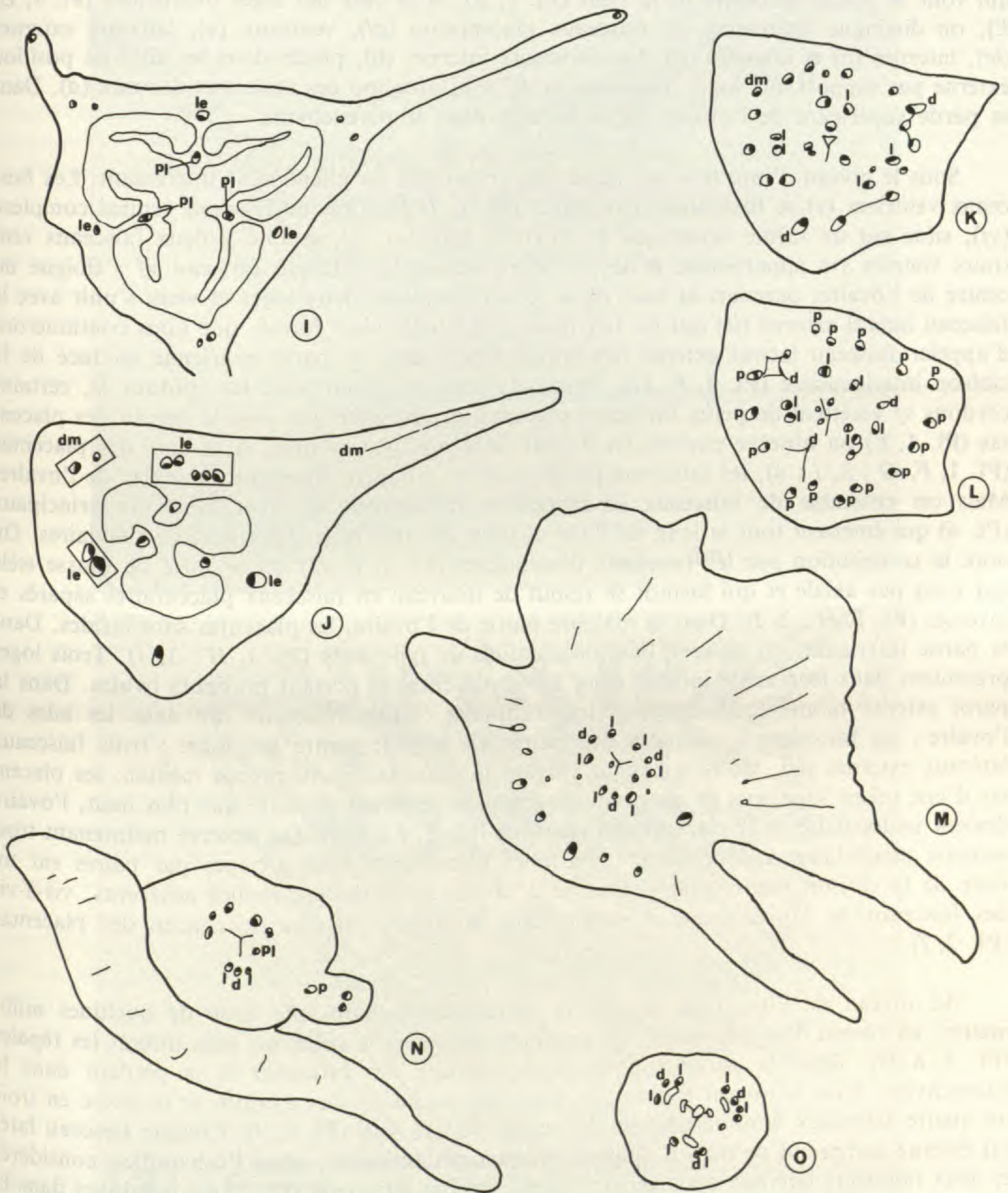
La première coupe (Pl. 1, *A*) passe à l'extrémité du pédicelle. Nous reconnaissons, d'après la disposition des faisceaux vasculaires, une zone de nature axiale. Dans la zone de transition entre le pédicelle et la fleur, il y a perte de la structure axiale du cylindre vasculaire et mise en place d'un appareil vasculaire de nature florale comprenant des faisceaux carpellaires dorsaux, latéraux, ventraux et placentaires. Au niveau du réceptacle (Pl. 1, *B*) trois faisceaux se détachent de la stèle en direction des arêtes de l'ovaire. Chacun de ces cordons vasculaires, appelé faisceau dorso-médian (*dm*), innerve une arête sur toute la longueur de l'ovaire. Comme nous le verrons un peu plus loin, les cordons *dm* sont en réalité composés du faisceau dorsal d'un carpelle uni avec au moins un faisceau périanthaire. Dans la partie supérieure de l'ovaire, les faisceaux *dm* bifurquent radialement (Pl. 2, *L*). De cette division résultent, vers l'extérieur, un ou deux faisceaux périanthaires et, vers l'intérieur, un faisceau carpellaire (*d*) qui poursuit sa course dans le style (Pl. 2, *M, N*). Les faisceaux *dm* sont toujours les premiers à quitter la stèle. Chez *Begonia masoniana*, contrairement à d'autres espèces, ils semblent être émis simultanément et non suivant une spirale très aplatie.

En même temps que les faisceaux *dm* s'éloignent de la stèle, se séparent les faisceaux latéraux externes (*le*) et ventraux (*v*). Les trois faisceaux latéraux, qui prennent naissance à mi-distance entre les dorsaux, correspondent, d'après leur course ultérieure, à l'union de deux faisceaux latéraux de carpelles contigus et de trois à quatre faisceaux périanthaires. Les cordons *dm* et *le* peuvent prendre origine sur le côté d'un faisceau stélique ou être constitués par un faisceau qui passe complètement dans la fleur.

Au niveau d'insertion des autres faisceaux qui parcourent la paroi ovarienne, la région centrale de l'axe perd sa nature axiale. Ces faisceaux, bien distincts à la base des loges ovariennes (Pl. 1, *D, E*), ont une origine quelquefois difficile à mettre en évidence. A la base de l'ovaire (Pl. 1, *C*), les faisceaux *v* qui sont placés de part et d'autre des cordons *le* peuvent être fusionnés avec ces derniers ou avec les faisceaux *dm* sur une courte distance. Trois paires de faisceaux ventraux simples appartenant chacune à un carpelle différent se différencient (Pl. 1, *D*). Dès leur origine, les faisceaux ventraux émettent des faisceaux placentaires



Pl. 1. — Coupes transversales sériées de la fleur de **Begonia masoniana** : **A**, niveau du pédicelle ; **B**, niveau du réceptacle ; **C**, base de la fleur ; **D** et **E** (seule la région centrale est représentée), base des loges ovariennes ; **F** et **G** (seule la région centrale est représentée), base des placentas ; **H**, partie médiane de l'ovaire. (*dm*, faisceau dorso-médian ; *le*, faisceau latéral externe ; *li*, faisceau latéral interne ; *pl*, faisceau placentaire ; *v*, faisceau ventral ; *vf*, faisceaux ventraux fusionnés).

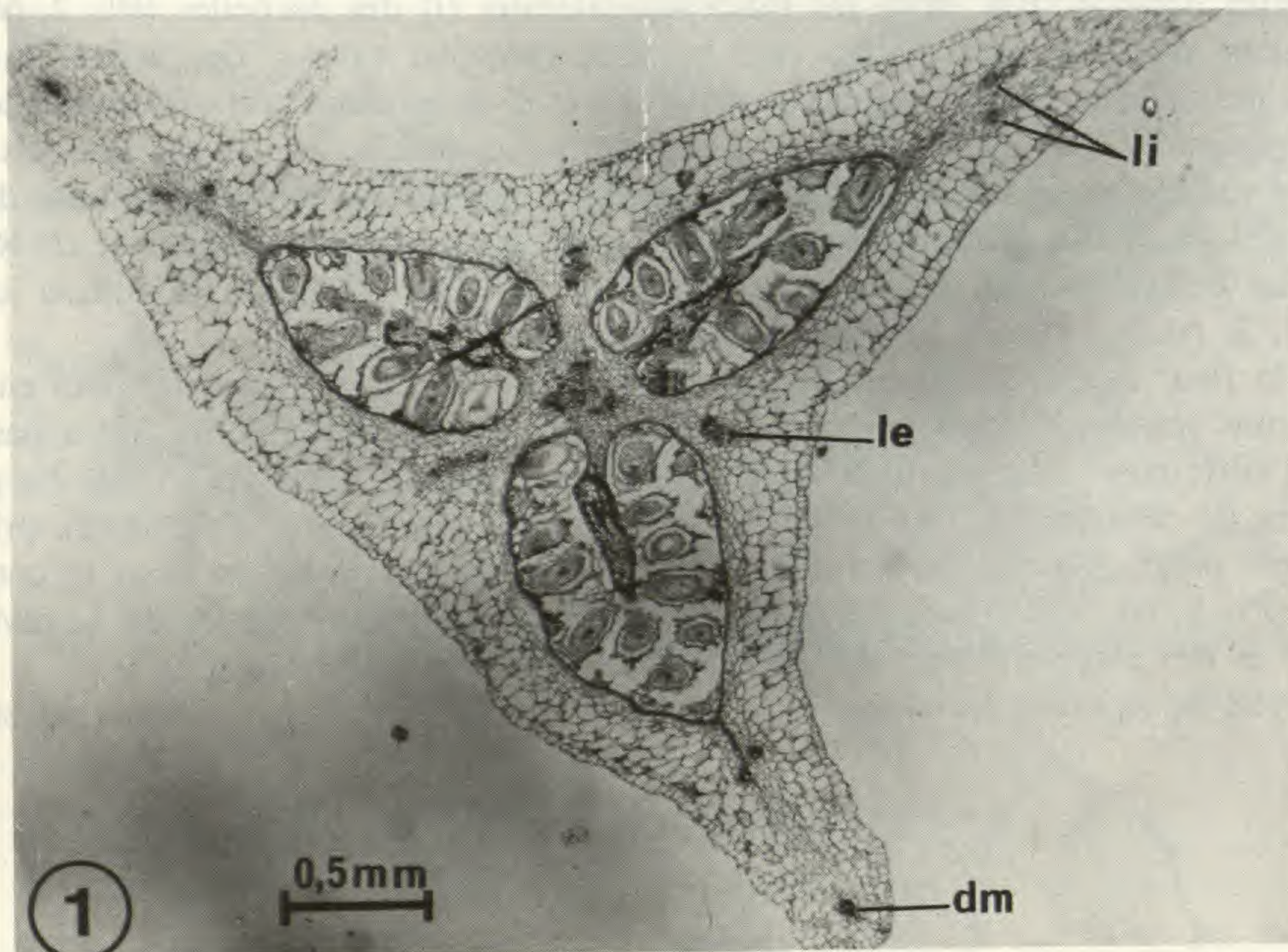


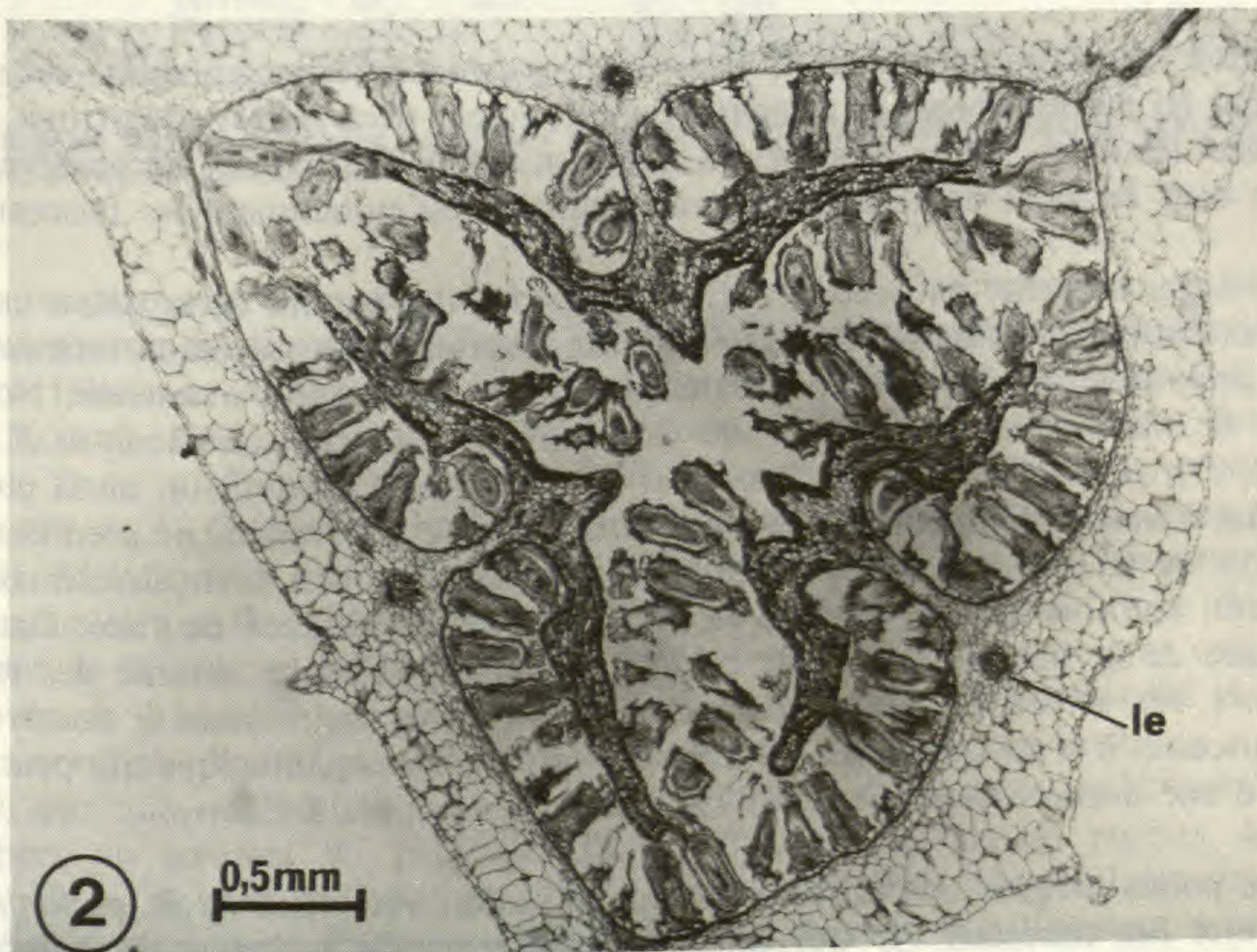
Pl. 2. — Coupes transversales sériées de la fleur de **Begonia masoniana** : **I**, partie médiane de l'ovaire ; **J**, partie supérieure de l'ovaire ; **K**, **L** et **M**, niveau d'insertion des pièces périanthaires ; **N**, base du style. (*d*, faisceau dorsal ; *dm*, faisceau dorso-médian ; *l*, faisceau latéral ; *le*, faisceau latéral externe ; *p*, faisceau périanthaire ; *pl*, faisceau placentaire).

qui vont se placer au centre de la fleur (Pl. 1, *E*). A la base des loges ovariennes (Pl. 1, *D, E*), on distingue clairement les faisceaux placentaires (*pl*), ventraux (*v*), latéraux externes (*le*), internes (*li*) et dorsaux (*d*). Les faisceaux internes (*li*), placés dans les ailes en position externe par rapport aux loges, proviennent de la bifurcation des faisceaux dorsaux (*d*). Dans la partie supérieure de l'ovaire, ils se perdent dans le parenchyme.

Sous le niveau d'insertion des placentas, se produit un phénomène intéressant. Les faisceaux ventraux (*v*) se fusionnent par paires (Pl. 1, *D-F*). Chaque faisceau ventral complexe (*vf*), situé sur un même rayon que les latéraux externes, correspond à deux faisceaux ventraux simples (*v*) appartenant à des carpelles adjacents. Chaque faisceau *vf* s'éloigne du centre de l'ovaire, parcourt la base de la cloison séparant deux loges et vient s'unir avec le faisceau latéral externe (*le*) qui lui fait face. L'ensemble ainsi formé, que nous continuerons d'appeler faisceau latéral externe (*le*), va se placer dans la paroi ovarienne en face de la cloison interloculaire (Pl. 1, *F, G*). Avant de venir se réunir avec les cordons *le*, certains cordons *vf* émettent de petits faisceaux placentaires, de sorte que sous le niveau des placentas (Pl. 1, *E*) on observe environ six à neuf faisceaux placentaires. A la base des placentas (Pl. 1, *F, G* ; 3, *1* ; 4), les faisceaux placentaires se groupent ensemble au centre de l'ovaire. Mais cet ensemble de faisceaux se réorganise rapidement en trois faisceaux principaux (Pl. 4) qui émettent tout le long de l'axe ovarien des faisceaux placentaires secondaires. On note la constitution par les faisceaux placentaires (Pl. 1, *F, G*) d'une sorte de fausse stèle qui n'est pas axiale et qui bientôt se résout de nouveau en faisceaux placentaires séparés et inversés (Pl. 1, *H* ; 2, *I*). Dans la majeure partie de l'ovaire, les placentas sont bifides. Dans la partie inférieure, on observe une placentation de type axile (Pl. 1, *H* ; 3, *1*). Trois loges présentent dans leur angle interne deux lobes placentaires portant plusieurs ovules. Dans la paroi externe montent des cordons longitudinaux : trois faisceaux *dm* dans les ailes de l'ovaire ; six faisceaux *li*, disposés par paires vis-à-vis le centre des loges ; trois faisceaux latéraux externes (*le*), vis-à-vis chaque cloison interloculaire. Au niveau médian, les placentas d'une même loge, vus en coupe transversale, se séparent de sorte que plus haut, l'ovaire devient uniloculaire et la placentation pariétale (Pl. 2, *I* ; 3, *2*). On observe maintenant trois secteurs placentaires indépendants. Les lobes placentaires sont groupés par paires sur un reste de la cloison interloculaire, localisé à la marge de deux carpelles adjacents, vis-à-vis des faisceaux *le*. Un faisceau *pl* monte dans la cloison en face de chacun des placentas (Pl. 2, *I*).

Au niveau de l'insertion des pièces périanthaires, dans une zone de quelques millimètres, un réseau d'anastomoses fort complexe parcourt le collet où sont insérés les tépales (Pl. 2, *K-M*). Dans la partie supérieure de l'ovaire, les faisceaux *li* se perdent dans le parenchyme. Sous le niveau d'insertion des sépales, chacun des cordons *le* se divise en trois ou quatre faisceaux dont certains se diviseront de nouveau (Pl. 2, *J*). Chaque faisceau latéral externe comprend de trois à quatre faisceaux périanthaires, selon l'échantillon considéré, et deux faisceaux latéraux appartenant à des carpelles adjacents (Pl. 2, *K*). Toujours dans la portion supérieure de l'ovaire, les cordons *dm* se divisent en un ou deux faisceaux périanthaires (*p*) et un faisceau carpellaire dorsal (*d*). Les faisceaux *p* provenant de la division des faisceaux *dm*, s'anastomosent avec d'autres faisceaux périanthaires venant des cordons *le*, avant de pénétrer dans les sépales, cependant que les faisceaux *d* continueront leur trajet





Pl. 3. — **Begonia masoniana** : **1**, coupe transversale passant dans la partie inférieure de l'ovaire ; **2**, coupe transversale passant dans la partie supérieure de l'ovaire. (*dm*, faisceau dorso-médian ; *le*, faisceau latéral externe ; *li*, faisceau latéral interne).

pour pénétrer dans le style entre les faisceaux latéraux (*l*) des carpelles (Pl. 2, *N*). Quant aux faisceaux placentaires (*pl*), un seul persiste jusqu'au niveau des styles. Au niveau d'insertion des sépales, les faisceaux carpellaires *l* et *d* se groupent vers le centre de la fleur et on peut délimiter les territoires respectifs des carpelles (Pl. 2, *M, N*) sur lesquels se différencie un « pseudo-canal stylaire »[1]. Trois faisceaux carpellaires irriguent la base de chacun des styles (Pl. 2, *N, O*). Ils proviennent de la bifurcation des faisceaux *l* et *d*. Rappelons que dans un des styles nous observons un faisceau *pl* qui a poursuivi sa course jusqu'à ce niveau (Pl. 2, *N*).

Dans la fleur de *Begonia*, nous trouvons trois sépales et un pétale, disposés en position plus ou moins spiralée. En effet, l'insertion des faisceaux périanthaires se fait à des niveaux légèrement différents : elle suit une spirale extrêmement aplatie (Pl. 2, *M, N*). Le périanthe est composé de deux grands sépales (Pl. 2, *M*), innervés chacun par 8 faisceaux principaux, et d'un petit pétale innervé par un faisceau qui bifurque en pénétrant dans le court limbe pétallaire (Pl. 2, *N*). Les traces périanthaires proviennent, rappelons-le, de la division des cordons *le* et *dm* respectivement en faisceaux *l* et *p* et en faisceaux *d* et *p*.

Les styles se séparent, les faisceaux carpellaires se divisent et vont irriguer les stigmates.

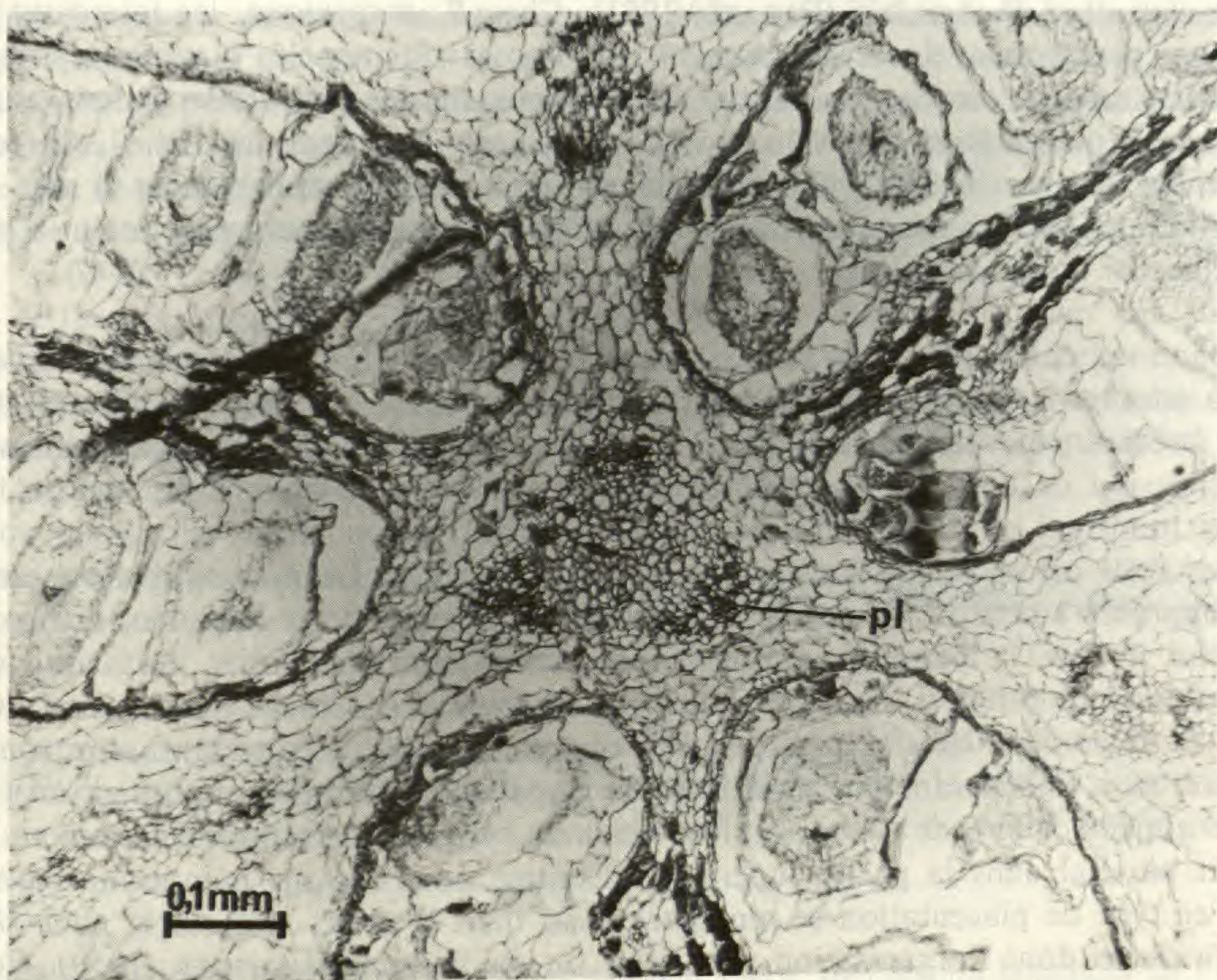
DISCUSSION ET CONCLUSION

L'organisation vasculaire de base de la fleur de *B. masoniana* est semblable à celle que l'on retrouve chez les autres espèces de *Begonia*, qu'elles soient tricarpellées (Gauthier, 1950) ou tétracarpellées (Barabé, 1981 ; Barabé & Chrétien, 1983). Cependant, on observe quelques différences dans le trajet de certains faisceaux vasculaires, notamment les faisceaux *vf*.

Pour chaque carpelle, on peut identifier 5 faisceaux qui partent de la stèle : un faisceau dorsal, deux faisceaux latéraux et deux faisceaux ventraux. Les faisceaux latéraux et dorsaux sont unis avec des faisceaux périanthaires le long de la paroi ovarienne. Nous avons noté chez *B. masoniana* la présence de faisceaux *li*. Or, contrairement à *B. handelii* (Barabé, 1981), *B. dregei* ou *B. socotrana* par exemple (Gauthier, 1950), où la présence de ces faisceaux a aussi été rapportée, les cordons *li*, chez *B. masoniana*, ne prennent pas origine à partir de la stèle, de chaque côté des faisceaux *dm*, mais bien directement sur les faisceaux *dm*, une fois que ces derniers se sont séparés des faisceaux de l'axe. Dans la partie supérieure de la fleur les faisceaux *li*, qui parcourent la limite externe des loges ovariennes (Pl. 1, *H*), se perdent dans le parenchyme. Cette fluctuation dans le nombre et l'origine des faisceaux *li* n'est que l'expression de la variabilité morphologique qui peut exister à l'intérieur d'une même espèce (Barabé, 1981) ou d'une espèce à l'autre.

Un des points les plus intéressant dans l'organisation vasculaire de *B. masoniana*, concerne le trajet des faisceaux *vf*. Ces cordons proviennent de la fusion de deux faisceaux

1. D'après Lecocq (1977), le canal stylaire des Bégonias est en réalité un « pseudo-canal » qui n'existe pas chez les organes jeunes.



Pl. 4. — **Begonia masoniana** : coupe transversale montrant les trois faisceaux placentaires complexes au centre de l'ovaire, au niveau des placentas. (*pl*, faisceau placentaire).

simples *v*, appartenant à des carpelles adjacents (Pl. 1, *D, E*). Cependant, au lieu de poursuivre leur course, au centre de la fleur, jusque dans la partie supérieure de l'ovaire et de se séparer en faisceaux simples (*v*) à la base des styles, comme cela se produit chez d'autres espèces (Barabé, 1981 ; Gauthier, 1950 ; Lecocq, 1977), les faisceaux *vf* s'éloignent rapidement de l'axe et viennent se fusionner avec les faisceaux latéraux externes (*le*) qui leur font face (Pl. 1, *E, G*). Au centre de l'ovaire, il ne reste alors que les faisceaux placentaires (Pl. 1, *H*). Mais sont-ce bien des faisceaux *vf* qui vont se joindre aux faisceaux *le*? Regardons en premier lieu l'origine de ces faisceaux : ils proviennent de la fusion de faisceaux *v* qui partent de la stèle en laissant une brèche bien visible. De plus, comme cela se produit chez les autres Bégonias que nous avons étudiés (Barabé, 1981 ; Barabé & Chrétien, 1983), les cordons placentaires prennent origine à partir des cordons ventraux *v* ou *vf*. Ceci se traduit par une augmentation du nombre de faisceaux à la base de l'ovaire (Pl. 1, *D*), par rapport au sommet du pédicelle (Pl. 1, *B*). Chez les autres espèces de Bégonias (Barabé, 1981 ; Barabé & Chrétien, 1983 ; Gauthier, 1950), chaque faisceau ventral (*vf*) donne généralement deux faisceaux placentaires qui montent parallèlement à eux et bifurquent un certain nombre de fois pour aller innerver les placentas. Dans la partie supérieure de l'ovaire, les faisceaux placentaires se perdent dans le parenchyme, contrairement aux faisceaux *vf* qui poursuivent leur course sous forme simple dans les styles ; ceci est particu-

lièrement clair chez *B. handelii* (Barabé, 1981). Chez *B. masoniana*, les faisceaux irriguant les placentas proviennent des trois faisceaux que nous avons appelés placentaires, et ces derniers, sauf exception, ne continuent pas leur trajet dans les styles. Cependant chacun des trois faisceaux placentaires que l'on observe au niveau des placentas (Pl. 1, *G*) représente probablement l'union de deux faisceaux placentaires simples appartenant à des carpelles adjacents. En effet, à la base de l'ovaire, les faisceaux placentaires appartenant à deux carpelles adjacents apparaissent libres pour se fusionner par la suite (Pl. 1, *D-G*).

Le parcours des faisceaux libéro-ligneux de la fleur pistillée de *Begonia masoniana* nous conduit à adopter la théorie appendiculaire de l'ovaire infère des Bégonias. En effet, la présence de brèches pour les faisceaux *dm, li, le* et *v*, la fusion des faisceaux ventraux adjacents, l'émission de cordons placentaires à partir de *v* ou de *vf* et l'absence de faisceaux récurrents montrent que l'ovaire infère est formé par l'union intime d'organes appendiculaires : les trois pièces du périanthe avec les trois carpelles. La nervation d'un carpelle est ainsi comparable à celle d'une feuille repliée le long de sa nervure médiane, qui correspond au faisceau *dm* de la paroi ovarienne. Si la cupule était de nature corticale, les traces périanthaires et carpellaires chemineraient probablement séparément dans l'écorce de l'axe. Or, chez *B. masoniana* les traces carpellaires sont unies aux traces périanthaires tout le long de l'ovaire, ne s'en séparant que dans la partie supérieure. Un autre argument en faveur de la nature appendiculaire de l'ovaire infère vient du type de placentation lui-même : axile à la base et pariétal dans la partie supérieure. Comme nous l'avons mentionné dans l'introduction, ce type de placentation se rencontre aussi dans d'autres sections et chez *Hillebrandia sandwicensis* dont l'organisation vasculaire fut étudiée par Gauthier (1959). Ce dernier écrit au sujet de la nature de l'ovaire semi-infère que l'on trouve dans ce genre monotypique des phrases qui peuvent être transposées intégralement à *B. masoniana* (p. 75) : « Malgré les apparences, la colonne centrale n'est pas un axe. Elle équivaut aux cinq bourrelets indépendants auxquels elle fait place, elle représente la base de tous les placentas. La course des faisceaux vasculaires l'avait déjà indiqué. Le passage que l'on observe entre les deux types de placentation le corrobore : la transition est si graduelle que le trajet des faisceaux placentaires est à peine modifié. Toute hypothèse qui ne considère pas le centre du pistil comme étant de nature appendiculaire rend difficilement compte de cette disposition des placentas : on ne voit guère comment une colonne placentaire de nature axiale se prolongerait en cinq placentas indépendants le long de la paroi ovarienne ».

Nous avons vu que les faisceaux placentaires sont inversés dans la partie médiane de l'ovaire. Cette orientation n'est pas sans rappeler ce que Guédès (1967) a observé chez *Merremia* (Convolvulacées). Si on se réfère au modèle proposé par cet auteur, on peut penser qu'il existe à ce niveau un replum carpellaire qui provoque l'inversion du faisceau placentaire. Il faudrait alors admettre l'existence d'un double replum au niveau où les faisceaux placentaires possèdent deux plages libériennes (Pl. 2, *I*). Plus haut, la disparition de celui-ci amènerait le redressement des faisceaux placentaires.

A propos du périanthe, nous constatons que le troisième tépale a la nature d'un pétale : il ne reçoit qu'un seul faisceau vasculaire qui se ramifie en pénétrant dans le limbe. Chez *B. handelii*, Barabé (1981) a démontré que le périanthe tétramère de la fleur pistillée

était hétérochlamydé, au sens de MELCHIOR (1964), c'est-à-dire formé d'un verticille de sépales pétaloïdes et d'un verticille de pétales. Dans le cas de *B. masoniana*, on pourrait peut-être parler de périanthe hétérochlamydé. Cependant, comme celui-ci n'est pas formé de deux verticilles bien délimités, cela créerait quelque confusion. Voilà pourquoi nous préférons dire que le périanthe de *B. masoniana* se compose de trois tépales. L'anatomie du troisième tépale nous empêche malgré tout de le considérer comme identique aux deux autres.

Les différentes espèces à placentation pariétale présentent entre elles des différences majeures au niveau de la fleur ; particulièrement dans le nombre de carpelles et le type de périanthe. De plus, le trajet des faisceaux *vf* chez *B. masoniana* est unique parmi les fleurs de Bégoniacées étudiées jusqu'à maintenant. Il est difficile de tirer des conclusions phylogénétiques à partir de l'analyse de la fleur de cette espèce.

Étant donné que la placentation pariétale se rencontre dans peu de sections, et que celles-ci sont distribuées sur différents continents, il est fort probable qu'elle représente un caractère dérivé qui serait apparu plusieurs fois chez les Bégoniacées. Ceci va à l'encontre des idées de GAUTHIER (1950, 1959) et de REITSMA (1983) qui considèrent la placentation pariétale comme un caractère primitif chez les Bégoniacées. D'ailleurs, pour la plupart des auteurs, *Hillebrandia sandwicensis* est une espèce primitive dans la famille. Cependant, des travaux en cours (BROUILLET & BARABÉ, en préparation) nous obligent à revoir cette interprétation.

REMERCIEMENTS : Nous remercions le Professeur Joachim VIETH, de l'Institut botanique de l'Université de Montréal, qui nous a permis d'utiliser les instruments de son laboratoire pour mener à bien ce travail réalisé grâce à une subvention du Fonds FCAC (Province de Québec).

BIBLIOGRAPHIE

BARABÉ, D., 1981. — Vascularisation de la fleur pistillée de Begonia handelii. *Canad. J. Bot.* 59 : 819-825.

BARABÉ, D. & CHRÉTIEN L., 1983. — Nouvelles données sur la vascularisation de la fleur pistillée des Bégonias (Bégoniacées). *Bull. Soc. bot. Fr., Lettres bot.* 130 : 307-316.

BARANOV, A. & BARKLEY, F. A., 1974. — *The sections of the genus Begonia.* Polycopié, Northeastern University, Boston.

BUCHET, S., 1928. — La concrescence congénitale n'est pas une vue de l'esprit. *Bull. Soc. bot. Fr.* 75 : 733-740.

BUGNON, P., 1928*a*. — Les bases anatomiques de la théorie de la concrescence congénitale. *Bull. Soc. bot. Fr.* 75 : 25-33.

BUGNON, P., 1928*b*. — La concrescence congénitale n'est pas encore devenue un fait indiscutable. *Bull. Soc. bot. Fr.* 75 : 740-750.

BUGNON, P. & BUGNON, F., 1952-1953. — La paroi de l'ovaire infère des Bégonias est-elle de nature axile ou appendiculaire ? *Bull. Soc. sci. Bourgogne* 14 : 109-127.

GAUTHIER, R., 1950. — The nature of the inferior ovary in the genus Begonia. *Contrib. Inst. Bot. Univ. Montréal* 66 : 1-93.

GAUTHIER, R., 1959. — L'anatomie vasculaire et l'interprétation de la fleur pistillée de l'Hillebrandia sandwicensis Oliv. *Phytomorphology* 9 : 72-87.

GUÉDÈS, M., 1967. — Le carpelle et le gynécée de Merremia angustifolia Hall. (Convolvulacées). *Cellule* 67 : 139-161.

HALL, B. A., 1949. — The floral anatomy of Drosera and Begonia and its bearing on the theory of carpel polymorphism. *Am. J. Bot.* 36 : 416-421.

LECOCQ, M., 1977. — Le gynécée du Begonia tuberhybrida et ses variations. *Canad. J. Bot.* 55 : 525-541.

LEINFELLNER, W., 1954. — Die Kelchblätter auf unterständigen Fruchtknoten Achsenbechern. *Oest. Bot. Z.* 101 : 315-327.

MELCHIOR, H., ed., 1964. — *Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*. 13e éd., 2, Berlin.

PAYER, J. B., 1857. — *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Paris.

PURI, V., 1952. — Floral anatomy and inferior ovary. *Phytomorphology* 2 : 122-129.

REITSMA, J. M., 1983. — Placentation in Begonias from the african continent. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 83-9 : 21-53.

SAUNDERS, E. R., 1927. — On carpel polymorphism II. *Ann. Bot.* 41 : 568-641.

VAN TIEGHEM, Ph., 1891. — *Traité de botanique*. 2e éd., 2 vol., Paris.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 415-427.

Les Ptéridophytes d'une forêt naturelle d'altitude à Madagascar (réserve spéciale d'Ambohitantely) : Étude floristique et répartition

F. Rakotondrainibe

Résumé : La forêt d'Ambohitantely, forêt naturelle d'altitude est remarquable par sa richesse floristique en Ptéridophytes : 22 familles, 150 taxons, dont 21 % sont des épiphytes. L'étude phytogéographique de ces taxons permet de confirmer l'appartenance de la forêt à la Région orientale humide de Madagascar. En considérant les facteurs pente et degré d'humidité, 4 zones de répartition ont été déterminées et, pour chacune d'elles, une liste floristique a été établie.

Summary : The undisturbed montane forest of Ambohitantely is remarkable for its floristic richness in Pteridophyte species : 22 families and 150 taxa, among which 21 % are epiphytes, are represented. Phytogeographical studies of these taxa confirm that the forest belongs to the eastern humid region of Madagascar. The analysis of slope and degree of humidity revealed the existence of 4 zones of Ptéridophytes distribution, and for each zone a floristic list was established.

France Rakotondrainibe, Établissement supérieur des Sciences, Laboratoire de Botanique, B.P. 906, Antananarivo, Madagascar. Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

La systématique des Ptéridophytes de Madagascar est bien connue depuis les travaux de Christensen (1932) et de Tardieu-Blot (1951-1971). Christensen et Perrier de la Bâthie (1932) ont donné la répartition phytogéographique d'un certain nombre de taxons. Par contre, les données écologiques sur les Ptéridophytes de l'Ile sont rares et souvent très imprécises. Il nous a semblé intéressant de combler cette lacune. Nous avons choisi, dans un premier temps, une formation forestière d'altitude : la forêt d'Ambohitantely qui nous a paru, au premier abord, intéressante par la variété de ses milieux et par sa richesse floristique.

SITUATION GÉOGRAPHIQUE, CLIMAT, RELIEF ET SOL DE LA RÉGION

La forêt d'Ambohitantely (latitude 18°10′ Sud, longitude 47°17′ Est) est située à une centaine de kilomètres au nord de Tananarive, sur le rebord Est du tampoketsa d'Ankazobe, non loin de la station forestière de Manankazo, à une altitude oscillant entre 1300 et 1660 m. Elle s'étend sur environ 1600 ha, sans compter les nombreux et petits lambeaux dispersés dans les têtes ou fonds de vallées, plus rarement sur les crêtes.

La région est soumise à un climat tropical de type humide frais (Koechlin et al., 1974). L'analyse des données (Fig. 1 ; Tableau 1 et 2) fournies par la station météorolo-

gique la plus proche de la zone étudiée, celle de Manankazo, nous permet de constater, entre autres, l'existence d'une saison sèche de 5 mois (de mai à septembre) très atténuée par d'abondants brouillards matinaux. Le vent dominant est l'Alizé austral (vent d'Est).

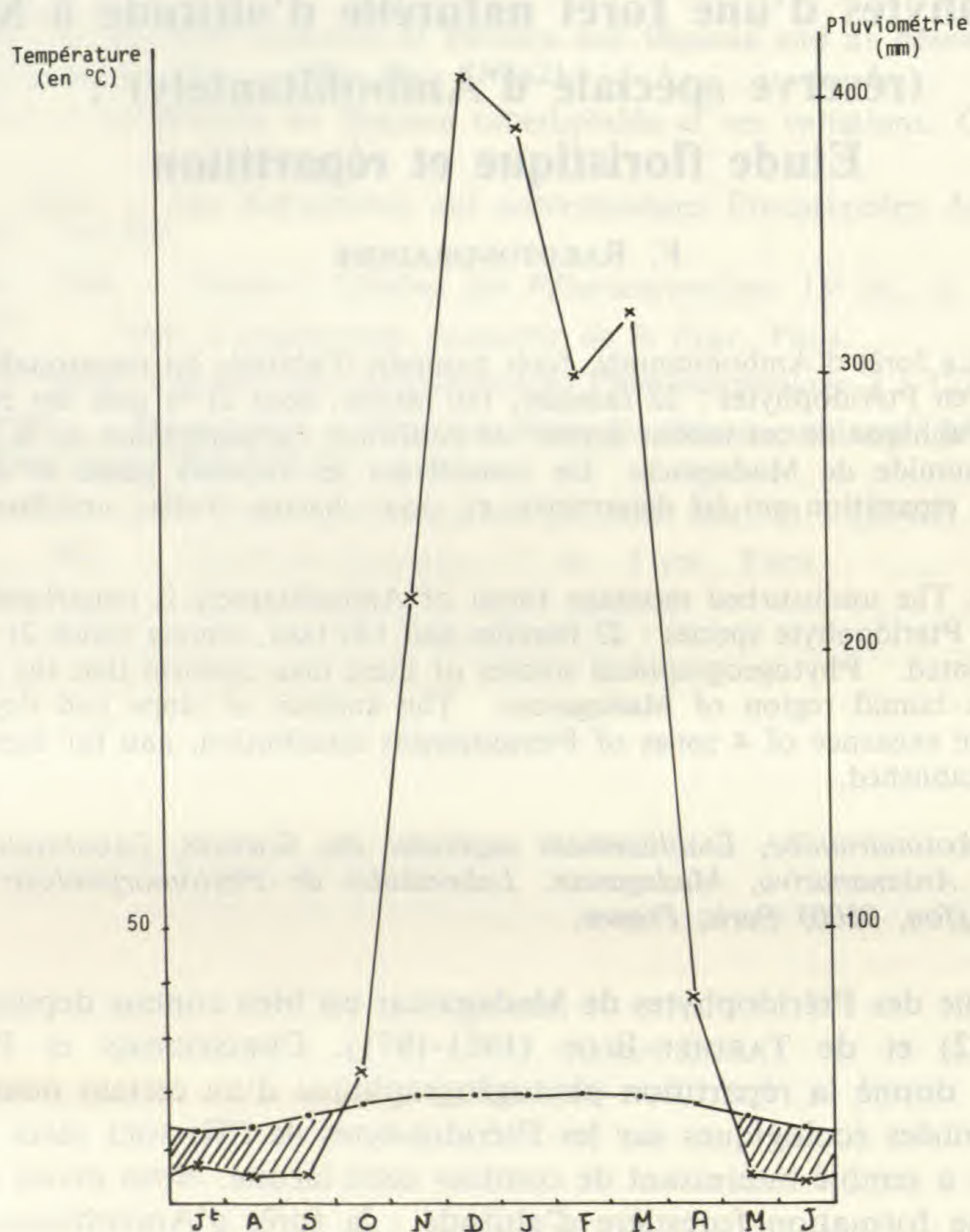


FIG. 1. — Diagramme ombrothermique (station de Manankazo).

La géologie de la région a été étudiée par RIQUIER (1951), LAUTEL (1952), HOTTIN (1963) et RANTOANINA (1970). Le tampoketsa d'Ankazobe correspond à une pénéplaine légèrement inclinée vers le nord, constituée par une épaisse lame de migmatite granitoïde subhorizontale ayant subi une latérisation ancienne et intense. Le réseau hydrographique dense a créé un système de vallées d'orientation dominante sud-nord.

En forêt, les horizons inférieurs sont constitués de sols ferrallitiques de couleur rouge, plus ou moins jaune dans leurs parties supérieures, surmontés d'un horizon humifère noirâtre de 2 à 40 cm, relativement riche. Dans le fond des vallées et des marécages boisés, on rencontre des sols hydromorphes. En lisière et dans les savanes avoisinantes, les horizons superficiels noirs et jaunes ont été décapés et l'horizon ferrallitique affleure.

TABLEAU 1 : Moyennes établies sur la période 1956-70 (Station de Manankazo).

MOIS	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ANNÉE
Pluviométrie (en mm)	390,8	299,5	323,0	75,5	10,1	8,4	14,0	10,2	11,2	48,0	220,0	409,1	1819,8
Nombre de jours de pluie	20,0	16,8	18,4	6,6	1,8	1,6	2,8	2,2	1,4	4,8	14,1	22,7	113,2
Température maximale (Tx en °C)	24,5	24,7	24,2	23,7	21,4	19,8	18,8	20,2	23,0	25,5	26,0	24,7	23
Température minimale (Tn en °C)	14,6	14,9	14,6	13,2	10,4	8,8	7,9	7,9	9,1	10,6	12,8	14,4	11,6
$\frac{Tx + Tn}{2}$	19,5	19,8	19,4	18,4	15,9	14,3	13,3	14,0	16,0	18,0	19,4	19,5	17,3

TABLEAU 2 : Nombre de jours de brouillard pour l'année 1962 (Station de Manankazo).

MOIS	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ANNÉE
Sur la station	4	7	5	8	2	10	7	9	7	11	2	1	73
Dans la vallée	19	14	22	16	23	5	16	15	12	16	18	23	199
Total mensuel	23	21	27	24	25	15	23	24	19	27	20	24	272

LE MILIEU FORESTIER

La forêt d'Ambohitantely appartient au domaine phytogéographique malgache du centre (HUMBERT, 1965). C'est une « forêt à mousses et sous-bois herbacé » (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1921) encore appelée « forêt dense humide de montagne » (GUILLAUMET & KOECHLIN, 1971). Nous empruntons à KOECHLIN et al. (1974) une description brève de cette formation : « La forêt d'Ambohitantely se présente comme un peuplement bas, aux troncs grêles et peu denses, avec un sous-bois herbacé et frutescent assez fourni (Pl. 1, *1*). Dans les ravins, la végétation devient nettement plus luxuriante, avec des arbres plus élevés et plus gros, une stratification plus complexe, une strate herbacée plus dense ». Ajoutons simplement une caractéristique physionomique importante soulignée par GUILLAUMET (1983) : la présence de nombreux épiphytes formant par endroit de véritables manchons autour des branches. Les éléments floristiques dominants de cette formation seront donnés un peu plus loin.

LES PTÉRIDOPHYTES DE LA FORÊT D'AMBOHITANTELY : ÉTUDE FLORISTIQUE

I. OBSERVATIONS FLORISTIQUES

150 espèces ou variétés réparties en 52 genres et 22 familles ont pu être recensées dans l'ensemble de la forêt. Sur un territoire de 1600 ha seulement, sont représentés 22 familles sur les 25 décrites dans la flore de TARDIEU-BLOT (1951-71) et 150 taxons sur les 542 connus, soit environ 27 % de la flore répertoriée sur l'ensemble du territoire de Madagascar et des Comores.

Ces chiffres confirment la richesse bien connue en Ptéridophytes des formations forestières d'altitude et justifient l'intérêt de notre étude. Nous donnons dans le Tableau 3, les familles et les genres présents, par ordre d'importance décroissant. Relevons simplement les 5 familles largement en tête dans ce classement si nous considérons le nombre de taxons : *Aspleniaceae, Lomariopsidaceae, Aspidiaceae, Thelypteridaceae* et *Hymenophyllaceae*.

Une espèce nouvelle pour Madagascar a été trouvée dans la forêt d'Ambohitantely et mérite une étude spéciale ; nous pensons qu'il s'agit d'*Asplenium emarginatum* Pal. Beauv. déjà recensée dans la flore du Cameroun.

Toutes les plantes citées dans cet article sont déposées à l'herbier du Laboratoire de botanique de l'Université de Madagascar.

II. OBSERVATIONS BIOLOGIQUES

Les forêts denses humides de montagne sont caractérisées par l'abondance des épiphytes, essentiellement des mousses, des lichens, des fougères et des Orchidées, bien représentés dans la forêt d'Ambohitantely. Nous n'étudierons ici que le cas des fougères.

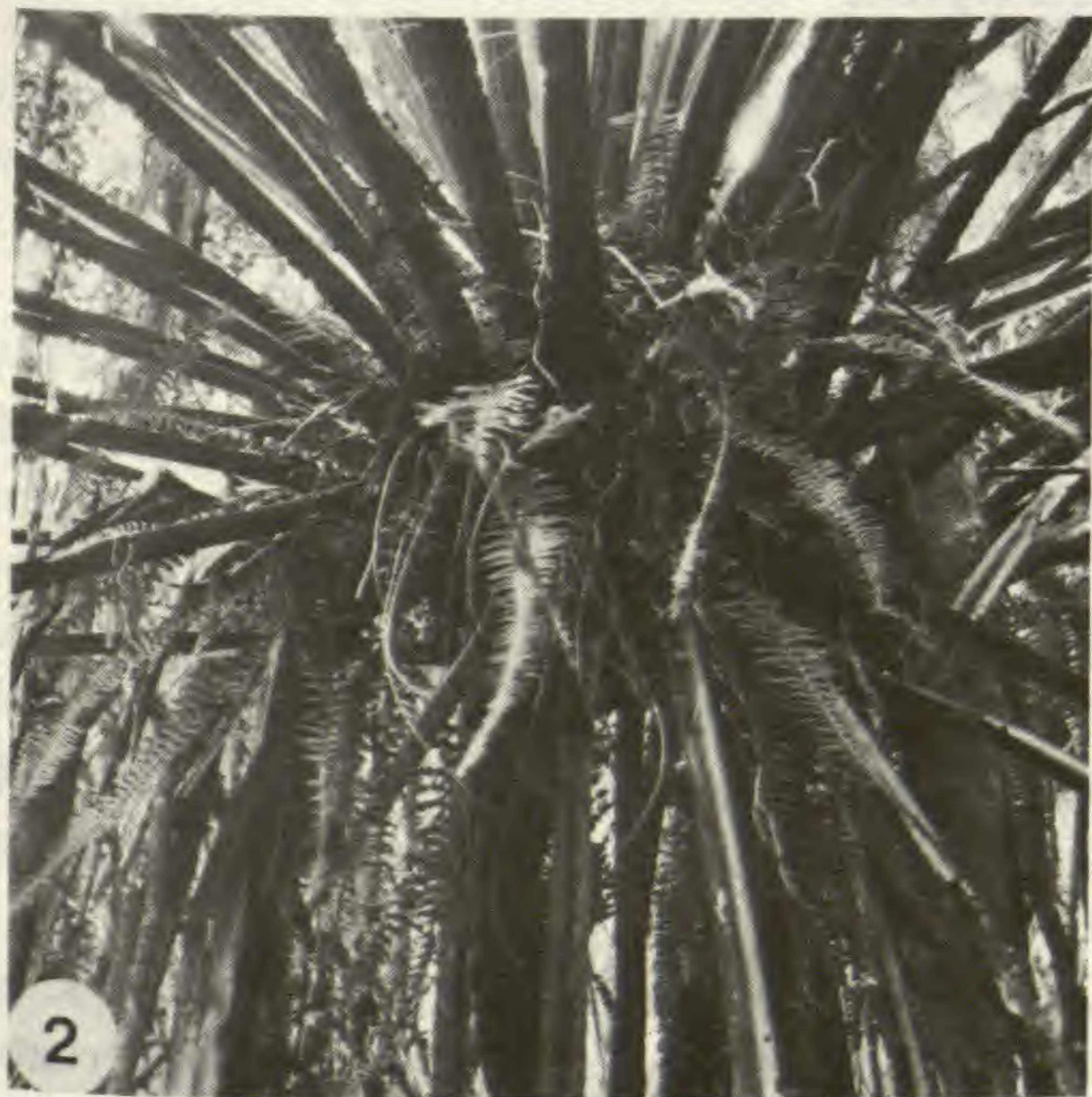
Parmi les 150 taxons de fougères rencontrés :

— 104, soit 70 % sont terrestres : terrestres vrais, humicoles ou épilithes ; citons : *Asplenium gregoriae* Baker, *A. erectum* Bory, *Pteris cretica* L., *P. woodwardioides* Bory, *Elaphoglossum conforme* (Sw.) Schott, ...

— 32, soit 21 % ont toujours été trouvés en épiphytes, à des hauteurs variables sur les racines ou sur les troncs d'arbres. Parmi eux : *Hymenophyllum sibthorpioides* Mett., le plus souvent en large colonie à la base des troncs ; *Elaphoglossum phanerophlebium* C. Chr. ; *Asplenium rutaefolium* (Berg.) Kunze ; *Grammitis cryptophlebia* (Baker) Cop., en petite colonie ou sous forme d'individus isolés à 1-3 m du sol ; *Lepisorus excavatus* (Bory ex Willd.) Ching, épiphyte à des hauteurs très variables de 1 à 10 m ou sur des vieux troncs couchés sur le sol (Pl. 1, *2*) ; *Elaphoglossum lepervanchii* (Fee) Moore, le plus souvent épiphyte sur les racines traçantes des arbres, en particulier de *Uapaca thouarsii* Baillon.









Pl. 1. — **1,** Réserve d'Ambohitantely, « forêt à mousse et sous-bois herbacé » (Perrier de la Bâthie) ; formation des plateaux ; **2, Nephrolepis undulata** (Afzel. ex Sw.) J. Sm., épiphyte sous la couronne de feuilles de *Pandanus sp.* ; **3, Trichomanes speciosum** Willd., ici épiphyte au bord d'un cours d'eau ; **4, Lepisorus excavatus** (Bory ex Willd.) Ching, épiphyte sur un vieux tronc couché dans le sous-bois.

TABLEAU 3 : Composition floristique (Ptéridophytes) en unité systématique (dans l'ordre décroissant du nombre de taxons par famille).

N° d'ordre	Familles		Genres	Nombre de taxons
1	Aspleniaceae	1	*Asplenium*	26
2	Lomariopsidaceae	2	*Elaphoglossum ; Lomariopsis*	17
3	Aspidiaceae	6	*Ctenitis ; Dryopteris ; Phanerophlebia ; Polystichum ; Didymochlaena ; Lastreopsis*	15
4	Thelypteridaceae	7	*Amauropelta ; Christella ; Cyclosorus ; Pneumatopteris ; Pseudocyclorus ; Sphaerostephanos ; Thelypteris*	12
5	Hymenophyllaceae	2	*Hymenophyllum ; Trichomanes*	13
6	Pteridaceae	4	*Pteridium ; Histiopteris ; Blotiella ; Pteris*	9
7	Cyatheaceae	1	*Cyathea*	8
8	Polypodiaceae	5	*Lepisorus ; Loxogramme ; Belvisia ; Microsorium ; Pyrrosia*	8
9	Blechnaceae	1	*Blechnum*	6
10	Davalliaceae	4	*Nephrolepis ; Rumohra ; Artropteris ; Oleandra*	5
11	Lycopodiaceae	2	*Lycopodium ; Huperzia*	5
12	Athyriaceae	3	*Athyrium ; Diplazium ; Deparia*	4
13	Grammitidaceae	2	*Grammitis ; Ctenopteris*	3
14	Selaginellaceae	1	*Selaginella*	3
15	Marattiaceae	1	*Marattia*	3
16	Schizaeaceae	2	*Schizaea ; Lygodium*	2
17	Vittariaceae	2	*Vittaria ; Antrophyum*	2
18	Gleicheniaceae	2	*Dicranopteris ; Sticherus*	2
19	Lindsaeaceae	1	*Lindsaea*	2
20	Adiantaceae	1	*Pellaea*	2
21	Dennstaedtiaceae	1	*Microlepia*	2
22	Osmondaceae	1	*Osmunda*	1
	TOTAL	52		150

— 14, soit 9 % se rencontrent tantôt en épiphytes, tantôt sur le sol ou les rochers humides. Notons que ces derniers, généralement épiphytes sur les plateaux et les versants, deviennent souvent terrestres à proximité des cours d'eau ; c'est le cas de *Loxogramme lanceolata* (Sw.) Presl, *Vittaria humblotii* Hieron, *Nephrolepis undulata* (Afzel. ex Sw.) J. Sm., *Artropteris monocarpa* (Cord.) C. Chr., *Microsorium pappei* (Mett.) Tard. Des observations identiques ont été faites dans une autre formation forestière de l'Ile (RAZAKANIRINA, comm. orale).

Dans la majorité des cas, les fougères épiphytes observées semblent indifférentes à la nature de l'arbre sur lequel elles sont fixées. Nous avons toutefois noté quelques cas d'affinité entre un épiphyte et son support :

— *Trichomanes lenormandii* Bosch. affectionne tout particulièrement les troncs de *Cyathea*.

— *Nephrolepis undulata* (Afzel. ex Sw.) J. Sm. s'implante souvent sous la couronne de feuilles d'un *Pandanus* (Pl. 1, *2*) et *Asplenium auritum* Sw. sur les troncs rugueux de ce même *Pandanus*.

— *Asplenium herpetopteris* Baker a toujours été trouvé fixé sur les rhizomes grimpants de *Blechnum microbasis* (Baker) C. Chr. qui lui-même était épiphyte sur *Cyathea borbonica* Desv. var. *laevigata* Bonap. (notons que *B. microbasis* peut être terrestre ou épiphyte sur d'autres espèces).

III. OBSERVATIONS PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Madagascar est divisé en 2 grandes régions : la Région Orientale très humide, exposée à l'Alizé austral (divisée elle-même en plusieurs Domaines : D. de l'Est, D. du Centre, D. des hautes montagnes, D. du Sambirano) et la Région Occidentale plus sèche (HUMBERT, 1965).

Les appartenances phytogéographiques de 114 des 150 taxons de la formation forestière qui nous intéresse ont été délimitées par PERRIER DE LA BÂTHIE (1932). Il ressort de cette étude que :

— La majorité des taxons présents dans la forêt d'Ambohitantely est caractéristique de la Région Orientale : 96 appartiennent à cette seule région (dont 53 au seul Domaine du Centre), 15 appartiennent à la Région Orientale mais débordent sur la Région Occidentale.

— Seulement 2 taxons de nos listes floristiques sont classés par PERRIER DE LA BÂTHIE, comme caractéristiques de la Région Occidentale : *Asplenium aethiopicum* (Burm.) Bech. et *Pteris woodwardioides* Bory ; et 1 seul taxon : *Pellaea angulosa* (Bory) Baker appartient aux deux régions.

L'étude de la flore ptéridologique de la forêt d'Ambohitantely permet donc de confirmer l'appartenance de cette formation au Domaine Central de la Région Orientale malgache. L'abondance des représentants appartenant aux familles d'Angiospermes suivantes : Rubiacées, Araliacées, Ebénacées, Sapindacées, Anacardiacées, Lauracées, Myrtacées, Monimiacées, Flacourtiacées, Protéacées, ... et de certains taxons caractéristiques de la Région Orientale (KOECHLIN et al., 1974) : *Dilobeia thouarsii* Roem. & Schult., *Canarium madagascariense* Engl., *Ocotea madagascariensis* (Meissner) Palacky, *Ravensara coriacea* Kosterm., *Elaeocarpus sericeus* Stapf et *Uapaca thouarsii* Baillon (*in* Herb. Muséum Paris) vient encore renforcer cette affirmation.

RÉPARTITION DES PRINCIPAUX TAXONS

Il est généralement reconnu que les fougères sont sensibles à trois facteurs écologiques principaux : la température, la lumière et l'hygrométrie. Nous avons défini, dans la forêt d'Ambohitantely, quatre zones écologiques principales de répartition des fougères en fonc-

tion d'un facteur qui nous paraît prédominant, celui de « l'humidité topographique » ; c'est-à-dire une humidité liée à la pente déterminant une certaine qualité du drainage et liée à la proximité ou à l'éloignement d'un point d'eau.

Ces zones sont les suivantes :

— Zone 1 : les plateaux ou terrains à faible pente, les hauts versants et les mi-versants.

— Zone 2 : les bas versants.

— Zone 3 : les abords immédiats des cours d'eau.

— Zone 4 : les bas fonds marécageux.

Le facteur température est à négliger dans cette étude puisque les dénivellations observées sont de l'ordre de 300 à 350 mètres seulement. De même, la répartition de la lumière est assez homogène dans cette formation et semble donc jouer un faible rôle dans la répartition d'ensemble des fougères : en effet, si l'on additionne les pourcentages de recouvrement des deux strates arborescentes existantes, on constate que la valeur trouvée varie de 30 à 40 % quelle que soit la zone écologique. Nous mentionnerons cependant, à l'intérieur de chaque zone, les espèces héliophiles qui se développent du fait d'une ouverture accidentelle du couvert forestier (zones dégradées, chablis, clairières, proximité des lisières).

I. LES PTÉRIDOPHYTES DES PLATEAUX, DES HAUTS VERSANTS ET DES MI-VERSANTS

1. Caractéristiques du milieu

Il s'agit d'un milieu relativement homogène. Le terrain est plat ou plus souvent en pente douce (0 à 20°) ; le sol est recouvert d'une litière peu épaisse (1 à 5 cm) surmontant une couche d'humus de couleur brun-jaunâtre à noir et d'épaisseur variable, de 3 à 30 cm environ.

On distingue 3 strates dans la forêt : une strate supérieure de 8 à 12 m de hauteur dont la surface de recouvrement (15 à 25 %) n'empêche pas la pénétration de la lumière ; une strate moyenne arbustive (recouvrement : 7 à 15 %) et un tapis herbacé de recouvrement très variable (7 à 30 %) suivant la présence ou l'absence de Graminées.

Parmi les espèces arborescentes les plus abondantes, on retiendra la présence de *Uapaca thouarsii* Baillon, *Leptolaena multiflora* Thouars, *Dracaena reflexa* Lam., *Pandanus aff. stellatus, Rhus taratana* (Baker) H. Perrier, *Mapouria sp., Saldinia sp., Schefflera vantsilana* (Baker) Bernardi, *S. Capuroniana* (Bernardi) Bernardi, *Vepris pilosa* (Baker) Verdoorn, *Filicium decipiens* Thw., etc. Et dans les zones plus ouvertes *Weinmannia decora* Tul., *Kaliphora madagascariensis* Hook., *Agauria polyphylla* Baker, *Dodonaea madagascariensis* Radkl., etc. Parmi les espèces herbacées, nous avons noté la présence de *Poecilostachys mollis* Stapf, *P. aff. bathiei* A. Camus, *Scleria sp., Dianella ensifolia* Red., *Asparagus simulans* Baker, *Polystachya rosea* Ridl., et de *Senecio sp., Philippia sp., Helichrysum sp.* en milieu plus ouvert.

2. Liste des fougères recensées : par ordre de fréquence[1] d'apparition décroissante et par type biologique (Tableau 4, colonne 1, p. 424).

1. Les fréquences d'apparition sont calculées sur 9 transects d'une longueur moyenne de 445 m chacun.

II. LES PTÉRIDOPHYTES DES BAS VERSANTS

1. Caractéristiques du milieu

Par rapport à la première zone, ici la pente s'accentue (15 à 35°), l'épaisseur de la litière et de l'humus ne varie pas de manière significative ; par contre les arbres de la strate supérieure deviennent plus grands (10 à 22 m), plus gros, mais par endroits plus espacés (recouvrement : 7 à 25 %). La strate arbustive est souvent assez dense (jusqu'à 30 % de recouvrement) ainsi que le tapis herbacé (de 18 à 40 % de recouvrement).

Parmi les Angiospermes arborescentes caractéristiques de la formation, nous notons la présence de nombreux bambous et des espèces suivantes : *Canarium madagascariense* Engl., *Ravensara flavescens* Kosterm., *Calophyllum sp., Sloanea rhodantha* (Baker) R. Cap., *Erythroxylum sp., Symphonia clusioides* Baker, *Homalium nudiflorum* (DC.) Baillon, *Grewia aff. flavicans* Baillon. La strate herbacée est riche en Acanthacées, Graminées, Commelinacées.

2. Liste des fougères recensées : par ordre de fréquence d'apparition décroissante et suivant le type biologique (Tableau 4, colonne 2, p. 424).

III. LES PTÉRIDOPHYTES DU BORD DES COURS D'EAU

1. Caractéristiques du milieu

Dans le fond des vallées, les cours d'eau coulent sur un terrain en pente généralement douce marquée par quelques décrochements rocheux provoquant des cascades. Le lit de la rivière s'étale sur une largeur de 1 à 6 m environ ; il est le plus souvent sablonneux, parfois rocheux (bloc de granit). Les berges des cours d'eau sont argilo-sablonneuses.

2. Liste des fougères recensées le long des rivières : par ordre de fréquence[1] d'apparition décroissante et par type biologique (Tableau 4, colonne 3, p. 425).

Nous donnons dans ce tableau le nom des fougères strictement localisées aux abords immédiats et sur les rochers suintants dans le lit des cours d'eau. Il convient d'ajouter les taxons qui, présents dans cette zone, remontent le long des bas versants. Ce sont ceux de la liste précédente marqués d'un astérisque.

1. Les fréquences d'apparition sont calculées le long de 5 rivières sur une longueur de 200 m chacune.

TABLEAU 4 : Répartition des Ptéridophytes de la forêt d'Ambohitantely en quatre zones écologiques et suivant leurs caractères biologiques (les espèces sont classées par ordre de fréquence d'apparition).

PLATEAUX, HAUTS ET MI-VERSANTS

TERRESTRES HELIOPHILES :

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn
Pellaea angulosa (Bory) Baker
Lycopodium clavatum L.
  var. *borbonicum* Bory
Dicranopteris linearis (Burm.) Underw.
Sticherus flagellaris (Bory) St. John

TERRESTRES SCIAPHILES :

Elaphoglossum conforme (Sw.) Schott
Elaphoglossum coursii Tard.
Dryopteris manniana (Hook.) C. Chr.
Schizaea dichotoma (L.) Sw.
Dryopteris subcrenulata (Baker) C. Chr.
Lygodium lanceolatum Desv.
Asplenium longicauda Hook.
Asplenium vivipariodes Kuhn
Elaphoglossum hybridum (Bory) Brackenr.

EPIPHYTES :

Lepisorus excavatus (Bory ex Willd.) Ching
Asplenium aethiopicum (Burm.) Bech.
Loxogramme lanceolata (Sw.) Presl
Elaphoglossum lepervanchii (Fée) Moore
Asplenium rutaefolium (Berg.) Kunze
Nephrolepis undulata (Afzel. ex Sw.) J. Sm.
Trichomanes melanotrichum Schldl.
Asplenium sandersonii Hook.
Grammitis cryptophlebia (Baker) Copel.
Hymenophyllum sibthorpioides Mett.
Huperzia verticillata (L.f.) Trev.
Elaphoglossum phanerophlebium C. Chr.
Hymenophyllum parvum C. Chr.
Asplenium mannii Hook.
Trichomanes mannii Hook.
Elaphoglossum sp. (F. Rakotondrainibe 369)
Elaphoglossum schizolepis (Baker) C. Chr.
Grammitis sp. (F. Rakotondrainibe 376)
Lepisorus lanceolata (L.) Kaulf.
Asplenium petiolulatum Mett.
Asplenium auritum Sw.
Asplenium lividum Mett.
Ctenopteris excaudata (Bonap.) Tard.
Huperzia obtusifolia (Sw.) Rothm.
Lepisorus schraderi (Mett.) Tard.
Trichomanes montanum Hook.
Vittaria humblotii Hieron.
Vittaria sp. (F. Rakotondrainibe 503)

BAS VERSANTS

TERRESTRES :

Asplenium erectum Bory
  var. *zeyheri* * (Zappe et Rawson) Alston et Schelpe
Phanerophlebia caryotidea (Wall.) Copel.
Asplenium erectum * Bory
Dryopteris manniana * (Hook.) C. Chr.
Christella dentata * (Forssk.) Holttum
Ctenitis poolii * (C. Chr.) Tard.
Pteris woodwardioides * Bory
Pteris quadriaurita * Retz.
Asplenium correardii Tard.
Cyathea similis C. Chr.
Schizaea dichotoma (L.) Sw.
Didymochlaena truncatula * (Sw.) J. Sm.
Ctenitis ochrorachis * (Baker) Tard.
Pteris cretica * L.
Asplenium gregoriae * Baker
Lygodium lanceolatum * Desv.
Asplenium gregoriae Baker fa. *simplex* *
Lastreopsis currori (Mett.) Tindale
Dryopteris inaequalis (Schldl.) Kunze
Sphaerostephanos elatus (Bojer) Holttum
Asplenium poolii * Baker
Dryopteris subcrenulata (Baker) C. Chr.
Dryopteris mangindranensis * Tard.
Asplenium blastophorum Hieron.
Asplenium gilpinae Baker
Pteris elongatiloba Bonap.
  var. *remotivenia* Bonap.
Elaphoglossum hybridum (Bory) Brackenr.
Polystichum luctuosum Moore
Pellaea angulosa * (Bory) Baker

EPIPHYTES :

Loxogramme lanceolata * (Sw.) Presl
Lepisorus excavatus * (Bory ex Willd.) Ching
Asplenium rutaefolium (Berg.) Kunze
Trichomanes mannii Hook.
Trichomanes melanotrichum * Schldl.
Asplenium mannii Hook.
Asplenium lividum * Mett.
Asplenium theciferum (Kunth) Mett.
Asplenium aethiopicum (Burm.) Bech.
Asplenium auritum Sw.
Hymenophyllum fumarioides Willd.

EPIPHYTES OU TERRESTRES :

Lomariopsis pollicina * Willem. ex Kuhn
Arthropteris monocarpa * (Cord.) C. Chr.
Nephrolepis tuberosa (Bory) Presl
Vittaria humblotii Hieron.
Nephrolepis undulata (Afzel. ex Sw.) J. Sm.

* L'aire de répartition de ces espèces s'étend des bas versants jusqu'au bord des cours d'eau.

BORDS DES COURS D'EAU

TERRESTRES :

Asplenium inaequilaterale Willd.
Marattia fraxinea Sm.
Pteris catoptera Kunze
Selaginella aff. *pectinata* Spring
Athyrium zakamenense Tard.
Asplenium geppii Carruth.
Pneumatopteris unita (Kunze) Holttum
Polystichum coursii Tard.
Selaginella abyssinica Spring
Amauropelta strigosa (Willd.) Holttum
Diplazium brevipes C. Chr.
Blechnum bakeri C. Chr.
Ctenitis lanuginosa (Willd. ex Kaulf.) Copel.
Ctenitis sp. (F. Rakotondrainibe 115)
Cyathea borbonica Desv.
var. *laevigata* Bonap.
Cyathea similis C. Chr.
Pseudocyclosorus pulcher (Bory ex Willd.) Holttum
Pseudocyclosorus pulcher (Bory ex Willd.) Holttum
var. *aequibasis*
Trichomanes cupressoides Desv.
Asplenium affine Sw.
Blechnum attenuatum (Sw.) Mett.
Ctenitis cirrhosa (Schum.) Ching
Ctenitis crinita (Poir.) Tard.
Microlepia madagascariensis Presl
Asplenium herpetopteris Baker
Asplenium aff. *emarginatum* Pal. Beauv.
Amauropelta bergiana (Schldl.) Holttum
Pseudophegopteris aubertii (Desv.) Holttum
Amauropelta oppositiformis (C. Chr.) Holttum

TERRESTRES OU EPIPHYTES :

Blechnum microbasis (Baker) C. Chr.
var. *biforme* (Baker) Tard.
Blechnum microbasis (Baker) C. Chr.
Microsorium pappei (Mett.) Tard.
Trichomanes speciosum Willd.

EPIPHYTES STRICTS :

Trichomanes montanum Hook.
Trichomanes lenormandii Bosch
Trichomanes bonapartei C. Chr.

EPILITHE DANS LE LIT DU COURS D'EAU :

Elaphoglossum aubertii (Desv.) Moore
Elaphoglossum spathulatum (Bory) Moore
Asplenium dregeanum Kunze
Elaphoglossum coriaceum Bonap.

MARECAGES

HELIOPHILES :

Thelypteris confluens (Thunb.) Morton
Cyclosorus interruptus (Willd.) H. Itô
Lycopodium cernuum L.
Osmunda regalis L.
var. *obtusifolia* (Willd.) C. Chr.
Blechnum tabulare (Thunb.) Kuhn
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn

SCIAPHILES :

Cyathea dregei Kunze
Cyathea boivinii Mett.
Cyathea zakamenensis Tard.
Cyathea sp. (F. Rakotondrainibe 451)
Lindsaea madagascariensis Baker
Lindsaea heterophylla Dryander
Arthropteris orientalis (Gmel.) Posth.
Pteris sp. (F. Rakotondrainibe 437)
Lonchitis madagascariensis Hook.
Asplenium boiteaui Tard.
Athyrium scandicinum (Willd.) Presl
Christella gueinziana (Mett.) Holttum
Cyclosorus interruptus (Willd.) H. Itô

IV. LES PTÉRIDOPHYTES DES BAS FONDS MARÉCAGEUX

1. Caractéristiques du milieu

Nos relevés couvrent des marécages d'aspects variés :

— Un marécage inondé en permanence et de ce fait à végétation arborescente très clairsemée, constitué essentiellement de *Pandanus*.

— Deux marécages en zone forestière fermée qui correspondent à un élargissement de vallée et où dominent les espèces arborescentes suivantes : *Dracaena reflexa* Lam., *Dombeya sp.*, *Polyscias sp.*, et dans le tapis herbacé : *Coleotrype madagascarica* Clarke, *Scleria baroni* Clarke, *Calanthe sp.*

— Un marécage occupant une zone d'effondrement en zone forestière, non loin de la lisière et dont le niveau de l'eau varie suivant les saisons, sans toutefois jamais s'assécher complètement.

2. Liste des fougères localisées plus spécifiquement dans ce type de milieu : (Tableau 4, colonne 4, p. 425).

CONCLUSION

Notre étude a permis de mettre en évidence la très grande richesse de la forêt en Ptéridophytes et de confirmer sa place dans le Domaine central de la Région orientale malgache.

De nombreuses fougères sont des épiphytes accidentels ; certaines semblent pourtant rechercher un support particulier. Nous avons mis en évidence quelques exemples d'affinités spéciales ; d'autres sont à rechercher et la nature de ces affinités reste à préciser.

Nous avons pu déterminer 4 zones de répartition des Ptéridophytes dans la forêt d'Ambohitantely, en considérant essentiellement le facteur « d'humidité topographique » lié à la pente et à l'éloignement des points d'eau et en nous appuyant sur les fréquences d'apparition des différents taxons le long de transects recoupant des vallées et le long des rivières. Il s'agit là d'une première approche écologique. La zone 1, englobant les plateaux, les hauts de versant et les mi-versants, semble correspondre sur le terrain à une unité bien délimitée. Dès que nous nous rapprochons des bas fonds, la répartition devient plus complexe et les zones se recoupent entre elles ; de nombreuses espèces sont communes aux zones 2, 3 et 4.

Une étude plus approfondie doit être menée en considérant l'amplitude écologique et le barycentre de la distribution de chaque espèce, ce qui nous amènera sans doute à constater l'existence de nombreux groupes écologiques en écailles et de mieux préciser les exigences écologiques des différentes espèces rencontrées.

REMERCIEMENTS : Nous remercions vivement A. LE THOMAS et G. AYMONIN pour leurs conseils lors de la rédaction de cet article, F. BADRÉ pour son accueil et son aide précieuse concernant la partie systématique et toute l'équipe des techniciens du Laboratoire de Botanique de l'Université de Madagascar pour sa collaboration sur le terrain.

BIBLIOGRAPHIE

BASTIAN, C., 1964. — La forêt d'Ambohitantely. *Revue de Géographie*, Madagascar, n° 5 : 1-42.

CHRISTENSEN, C., 1932. — The pteridophyta of Madagascar. *Dansk Bot. Ark.* 80 : 1-253.

GUILLAUMET, J. L., 1983. — Forêts et fourrés de montagne à Madagascar. *Candollea* 38 : 481-502.

GUILLAUMET, J. L. & KOECHLIN, J., 1971. — Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar). *Candollea* 26 : 263-277.

HOTTIN, G., 1963. — Les tampoketsa de la région centrale de Madagascar. *Revue de Géographie*, Madagascar, 2.

HUMBERT, H. & COURS-DARNE, G., 1965. — Notice de la carte Madagascar. *Trav. Sect. Sci. Tech. Inst. Franc. Pondichéry*, h.-s., 6 : 46-78.

KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J. L. & MORAT, PH., 1974. — *Flore et végétation de Madagascar*, J. Cramer, Vaduz.

LAUTEL, R., 1952. — Analyse de la carte Ankazobe-Anjozorobe. *Travaux du Bureau Géologique*, n° 29.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1921. — La végétation malgache. *Ann. Mus. Col. Marseille*, sér. 3, 9 : 1-268.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., *in* CHRISTENSEN, C., 1932. — The distribution and relationship of the Pteridophyta of Madagascar. *Dansk Bot. Ark.* 80 : 207-221.

RANTOANINA, M., 1970. — Carte géologique de reconnaissance au 1/100.000. Notice explicative sur la feuille ANKAZOBE 045. Service Géologique, Tananarive.

RIQUIER, 1951. — Les sols du tampoketsa d'Ankazobe. *Mémoires de l'IRSM*. Série D.

TARDIEU-BLOT, M.-L. — *In Flore de Madagascar et des Comores*, Paris : Marattiacées, Ophioglossacées, Hymenophyllacées, Cyathéacées (1951) ; Parkériacées, Gleicheniacées, Schizeacées, Osmondacées, Marsileacées, Salviniacées (1952) ; Polypodiacées I (1958) ; Polypodiacées II (1960) ; Lycopodiacées, Huperziacées (1971).

REMERCIEMENTS : Nous remercions [illegible] A. LE THOMAS [illegible] pour [illegible] de la rédaction de cet article, [illegible] pour son [illegible] et toute l'équipe [illegible] du Laboratoire [illegible] pour sa collaboration sur le terrain.

BIBLIOGRAPHIE

BATTISTINI, [illegible]

CHRISTENSEN, C., 1932. — The Pteridophyta of Madagascar. [illegible]

GUILLAUMET, [illegible]

[illegible]

HUMBERT, [illegible]

[illegible] Pour. Franc. [illegible]

KOECHLIN, J., [illegible]

[illegible]

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1921. — La végétation malgache. [illegible]

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., & CHRISTENSEN, C., 1932. — The distribution of [illegible] Pteridophyta of Madagascar. Dansk Bot. Ark. [illegible]

RAKOTO[illegible], M., 1970. — Carte géologique de reconnaissance [illegible] ANKAZOBE [illegible] Service Géologique, Tananarive.

RIQUIER, 1951. — Les sols [illegible] d'Ankazobe. [illegible]

TARDIEU-BLOT, M.-L. — [illegible] Flore de Madagascar et des Comores, [illegible]

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 4 : 429-431.

Studies on the Flora of the Guianas 16.
A new species of *Pilea* (*Urticaceae*) from French Guiana

C. C. Berg

Summary : The new species *Pilea tabularis* C. C. Berg (Urticaceae) is described.

Résumé : Une nouvelle espèce d'*Urticaceae, Pilea tabularis* C. C. Berg, est décrite.

C. C. Berg, Institute for Systematic Botany, State University of Utrecht, Heidelberglaan 2, Utrecht, the Netherlands. — Present address : Arboha, N-5067 Store Milde, Norway.

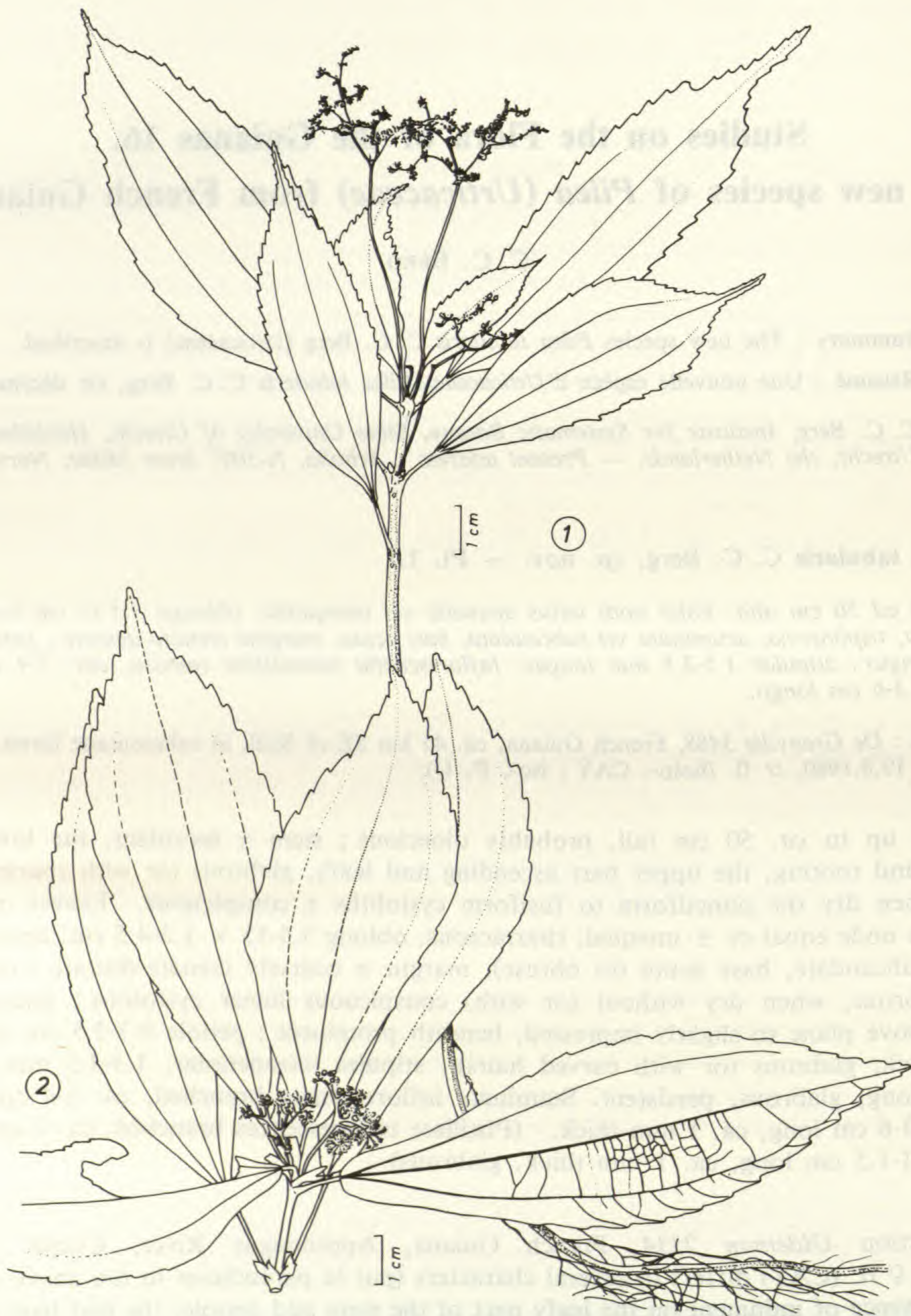
Pilea tabularis C. C. Berg, *sp. nov.* — Pl. 1.

Herba ad 50 cm alta. Folia nodi unius aequalia vel inaequalia, oblonga 3.5-13 cm longa, 1.2-4.5 cm lata, triplinervia, acuminata vel subcaudata, basi acuta, margine crenato-dentato ; petiolus 0.7-2.5 cm longus ; stipulae 1.5-2.5 mm longae. Inflorescentia staminifera ramosa, circ. 3-4 cm lata ; pedunculo 3-6 cm longo.

Typus : *De Granville 3488,* French Guiana, ca. 45 km SE of Saül, in submontane forest on table mountain, 19.8.1980, ♂ fl. (holo-, CAY ; iso-, P, U).

Herb up to *ca.* 50 cm tall, probably dioecious ; stem ± succulent, the lower part creeping and rooting, the upper part ascending and leafy, glabrous (or with sparse curved hairs), when dry the punctiform to fusiform cystoliths ± conspicuous. Leaves opposite, those of a node equal or ± unequal, chartaceous, oblong 3.5-13 × 1.2-4.5 cm, apex acuminate to subcaudate, base acute (to obtuse), margin ± coarsely crenate-dentate ; both surfaces glabrous, when dry without (or with) conspicuous linear cystoliths ; lateral veins 2 × 1, above plane to slightly impressed, beneath prominent ; petiole 0.7-2.5 cm long, ca. 1 mm thick, glabrous (or with curved hairs) ; stipules intrapetiolar, 1.5-2.5 mm (or ca. 10 mm) long, glabrous, persistent. Staminate inflorescences branched, ca. 3-4 cm wide ; peduncle 3-6 cm long, ca. 1 mm thick. (Pistillate inflorescences branched, ca. 2 cm wide ; peduncle 1-1.5 cm long, ca. 1 mm thick, glabrous).

Collection *Oldeman 2334,* French Guiana, Approuague River, Crique Tortue, 25.1.1967, ♀ fl. (CAY) differs in several characters (put in parentheses in the above description) : presence of indument on the leafy part of the stem and petiole, the leaf base varying from acute to obtuse, conspicuous cystholiths in the dry leaves, and distinctly longer stipules. It is somewhat doubtful whether the two specimens belong to the same species. Because of the scarcely of material the publication of two new taxa did not seem justified.



Pl. 1. — **Pilea tabularis** : **1**, stem with staminate inflorescences (*De Granville 3488*) ; **2**, upper part of the stem with pistillate inflorescences (*Oldeman 2334*).

Because of the poor state of the knowledge of the taxonomy of Neotropical members of the genus *Pilea*, it is impossible to suggest affinities to other species.

ACKNOWLEDGEMENTS : The author is much indebted to Dr. K. U. KRAMER (Zürich) for correcting the English text and contributing the Latin diagnose. The drawing was prepared by Mr. H. RYPKEMA.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 4 : 433-451.

Contribution à l'étude des graines des *Apocynaceae-Tabernaemontanoideae* : Origine de l'arille et ornementation du tégument séminal

L. Allorge

Résumé : L'arille des *Apocynaceae-Tabernaemontanoideae* est d'origine funiculaire. Des graines de 18 espèces américaines, africaines, malgaches et océaniennes ont été étudiées au moyen du microscope électronique à balayage. Le tégument séminal est diversement ornementé. Un type d'ornementation est présent dans l'ensemble du monde tropical ; les autres types sont limités à l'Afrique ou à l'Amérique. Cinq types sont décrits.

Summary : The aril of *Apocynaceae-Tabernaemontanoideae* is funicular origin. Seeds of 18 species from America, Africa, Madagascar and Oceania are studied using the S.E.M. The seed-coat is variously ornamented. Whereas a single type of ornamentation is present in the whole tropical world, others are restricted to Africa or America. Five types are described.

Lucile Allorge, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Dans le cadre de nos travaux sur la sous-famille des *Tabernaemontanoideae* (*Apocynaceae*), nous avons été amenée à étudier les graines de cette sous-famille en vue de déterminer, d'une part, l'origine de l'arille qui faisait l'objet de deux hypothèses, et d'autre part, de voir, d'après l'ornementation de leur tégument séminal, s'il était possible de distinguer les divers taxons. Au cours de nos diverses révisions systématiques qui ont porté sur toutes les espèces américaines, néocalédoniennes et malgaches et un grand nombre d'espèces africaines (soit environ 160 espèces) toutes les graines ont été étudiées à la loupe binoculaire et la plupart ont fait l'objet d'une illustration. Nous avions observé une variation dans la sculpture du tégument séminal sans qu'il soit possible de la définir correctement à la loupe binoculaire. Nous avons donc jugé que ce caractère difficile à percevoir par les moyens habituels méritait une étude plus approfondie au M.E.B. Celle-ci a porté sur 18 espèces appartenant chacune à des genres différents, néo ou paléotropicaux. Nous y avons joint un récapitulatif des travaux chimiques menés sur ces graines.

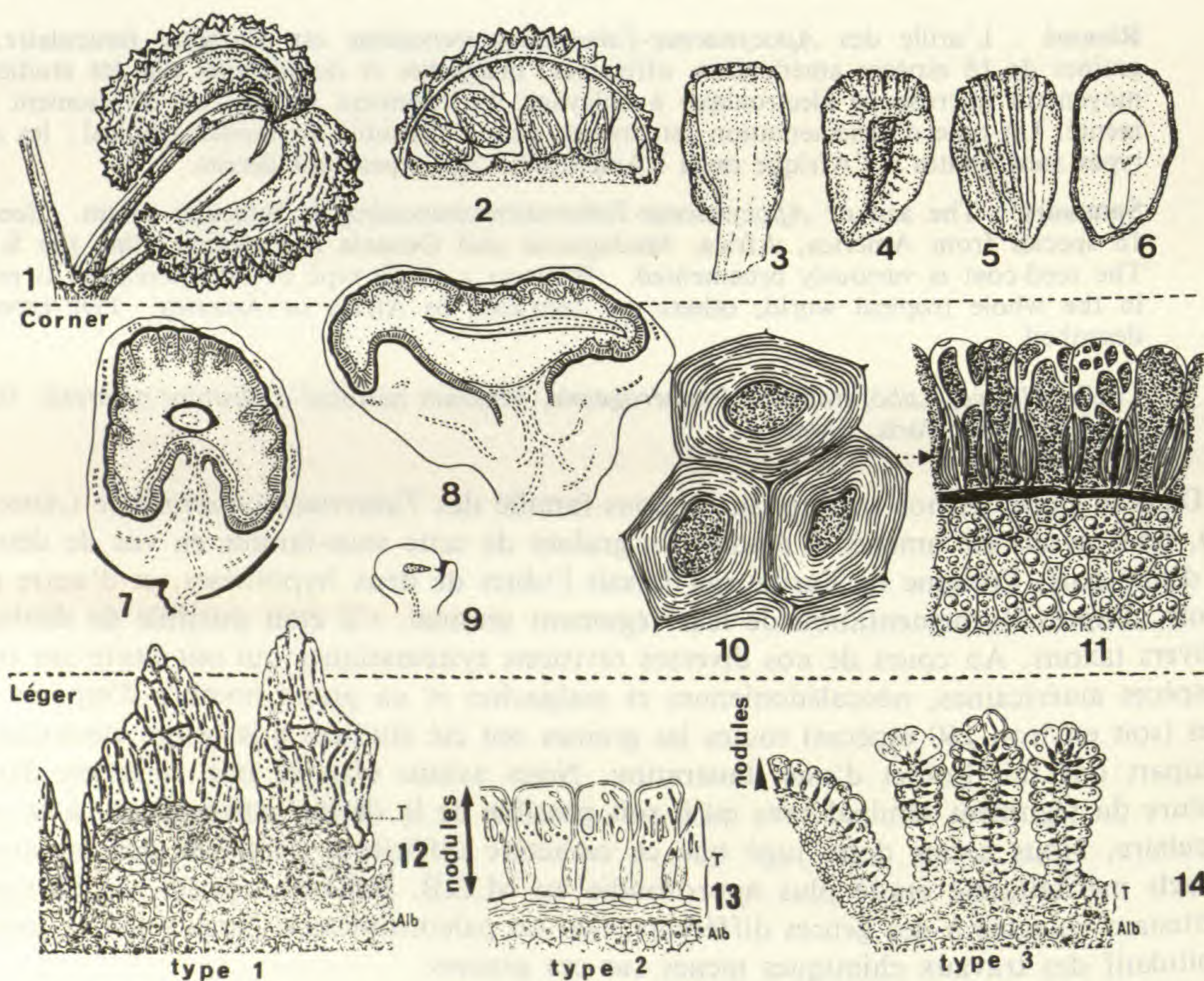
Caractères macroscopiques

La sous-famille des *Tabernaemontanoideae* se distingue des autres sous-familles par la présence d'un arille. Généralement cet arille entoure complètement la graine, sauf chez les genres américains : *Peschiera, Bonafousia* et *Stenosolen* où il est limité à la face ventrale de

la graine, laissant la face dorsale apparente (ALLORGE, 1983) (Pl. 1, *1, 3*). L'arille peut être rouge ou blanc, les graines brunes ou noires ; dans les genres à arille incomplet, cela fait un contraste de couleurs qui attire l'attention et joue un rôle dans la dispersion de la graine. De plus, l'arille est souvent sucré et un certain nombre de ces fruits sont, de ce fait, comestibles, par exemple, *Bonafousia columbiensis* dont le nom vernaculaire colombien (Azúcar) est significatif.

La plupart des fruits des *Tabernaemontanoideae* sont déhiscents. Ils s'ouvrent alors par une fente qui n'est autre que la ligne de soudure des carpelles, chaque marge étant chargée de graines. Celles-ci sont quelquefois pendantes, comme le signalait MIERS (1878), la fente de déhiscence étant dirigée vers le sol et le fruit souvent également pendant.

Les graines présentent toutes un arrondi du côté chalazien et une pointe marquant l'emplacement du micropyle de l'ovule. La face dorsale est diversement ornementée et bom-



Pl. 1. — **Peschiera solanifolia** (A. DC.) Miers : **1**, fruit ; **2**, demi-méricarpe avec la disposition des graines attachées au bord placentaire par leur funicule ; **3**, graine avec l'arille produit par son funicule, face ventrale ; **4**, *ibid.*, arille enlevé ; **5**, graine, face dorsale ; **6**, coupe montrant le testa, l'albumen et l'embryon. — **Tabernaemontana sp.** d'après CORNER (1976) = *Ervatamia* : **7**, coupe transversale de la graine avec l'arille complet ; **8**, coupe longitudinale ; **9**, ovule et développement de l'arille ; **10**, testa, coupe transversale des nodules au niveau figuré par trois pointillés et une flèche ; **11**, coupe longitudinale du testa. — **Callichilia barteri** (Hook. f.) Stapf : **12**, type I de LÉGER. — **Tabernaemontana wallichiana** Steud. = *Ervatamia* : **13**, type II de LÉGER. — **Tabernaemontana pentastricta** Scheff. = *Rejoua* : **14**, type III de LÉGER.

bée, la face ventrale est plate avec une cicatrice funiculaire qui occupe au moins la moitié de la longueur de la graine. La radicule de l'embryon est dirigée vers la pointe de la graine ; les cotylédons, lancéolés ou cordiformes, sont généralement de taille inférieure à celle de la radicule. En coupe transversale, l'albumen est plus ou moins ruminé et le tégument épouse son relief (Pl. 1, *7*). Toutes les graines des *Tabernaemontanoideae* présentent des sillons longitudinaux (Pl. 1, *5*) exceptés *Macoubea* et *Tabernanthe* (Pl. 8, *9, 10*).

CARACTÈRES CHIMIQUES

Du point de vue chimique, les graines, chez les *Tabernaemontanoideae*, comportent un moins grand nombre d'alcaloïdes indoliques que les feuilles ou les écorces des tiges ou des racines, mais leur teneur est plus élevée.

Ainsi, cas extrême, il n'existe qu'un alcaloïde indolique, la tabersonine, chez *Voacanga africana*, dans une proportion de 2 à 2,5 % du poids sec et c'est pourquoi les graines de cette espèce sont la principale source de ce produit qui sert de base à l'hémisynthèse de la vincamine, utilisée comme oxygénateur cérébral.

Le Tableau 1 montre la répartition des alcaloïdes dans les graines des espèces étudiées jusqu'à présent. Il apparaît que les trois types d'alcaloïdes sont représentés chez les *Tabernaemontanoideae*, avec une prépondérance des alcaloïdes de type III.

Pour le type I, seule est présente la stemmadenine. L'emploi des éléments marqués a montré que la stemmadenine peut donner, de manière plus ou moins reversible, des alcaloïdes de type II ou III. C'est donc un précurseur.

Les alcaloïdes de type II furent considérés comme plus évolués que ceux du type III, mais Gottlieb (1982) indique que les degrés de spécialisation et d'oxydation des squelettes de type II sont moins élevés que ceux du type III et démontre que le type ibogane est le plus évolué.

Pour le type II, l'alcaloïde le plus fréquent est la tabersonine, partout présente sauf chez deux espèces. En 1974, Le Men-Olivier et al., dans leur étude sur *Pandaca retusa*, avaient déjà noté : « La présence en abondance de tabersonine, dans cet organe de reproduction et de réserve, comme c'est le cas de beaucoup d'autres graines d'Apocynacées, s'accorde avec le rôle prépondérant reconnu à cet alcaloïde dans la filiation biogénétique pouvant conduire à la fois à des alcaloïdes de type II et III ». Les études ultérieures, portant sur un plus grand nombre d'espèces confirment le rôle précurseur de la tabersonine. La voaphylline a été isolée de quatre espèces. Il est à noter qu'elle est présente dans les deux espèces qui ne comportaient pas de tabersonine. Deux genres ne comportent que des alcaloïdes de type II : *Crioceras* (monospécifique) et *Voacanga*.

Pour le type III, la plus forte présence est celle de la coronaridine. La voacangine, la catharanthine et la pachysiphine n'ont été isolées que d'une ou de deux espèces, alors que la coronaridine est présente chez sept espèces. La teneur de ce dernier n'atteint toutefois pas celle de la tabersonine.

L'extraction industrielle de la tabersonine des graines de *Voacanga africana* laisse une huile résiduelle non négligeable, dont la composition et ses applications en cosmétologie ont été étudiées par Rafidison (1984).

TABLEAU 1 : Alcaloïdes trouvés dans les graines de diverses espèces de *Tabernaemontanoideae*.

NOM DES ESPÈCES	Type I (corynane)	Type II (aspidospermane)		Type III (ibogane)			
	stem.	taber.	voaph.	coron.	voac.	cathar.	pachy.
Amérique :							
1. *Tabernaemontana longipes*		+		+	+		
2. *Stemmadenia donnell-smithii*		+		+			
3. *S. obovata*		+		+			
4. *S. tomentosa* var. *palmeri*	+	+		+			
5. *Bonafousia undulata*			+	+			
Madagascar :							
6. *Pandaca retusa*		+	+	+	+		+
Afrique :							
7. *Tabernanthe iboga*			+			+	
8. *Sarcopharyngia durissima*		+		+			
9. *Crioceras dipladeniiflorus*		+	+				
10. *Voacanga africana*		+					

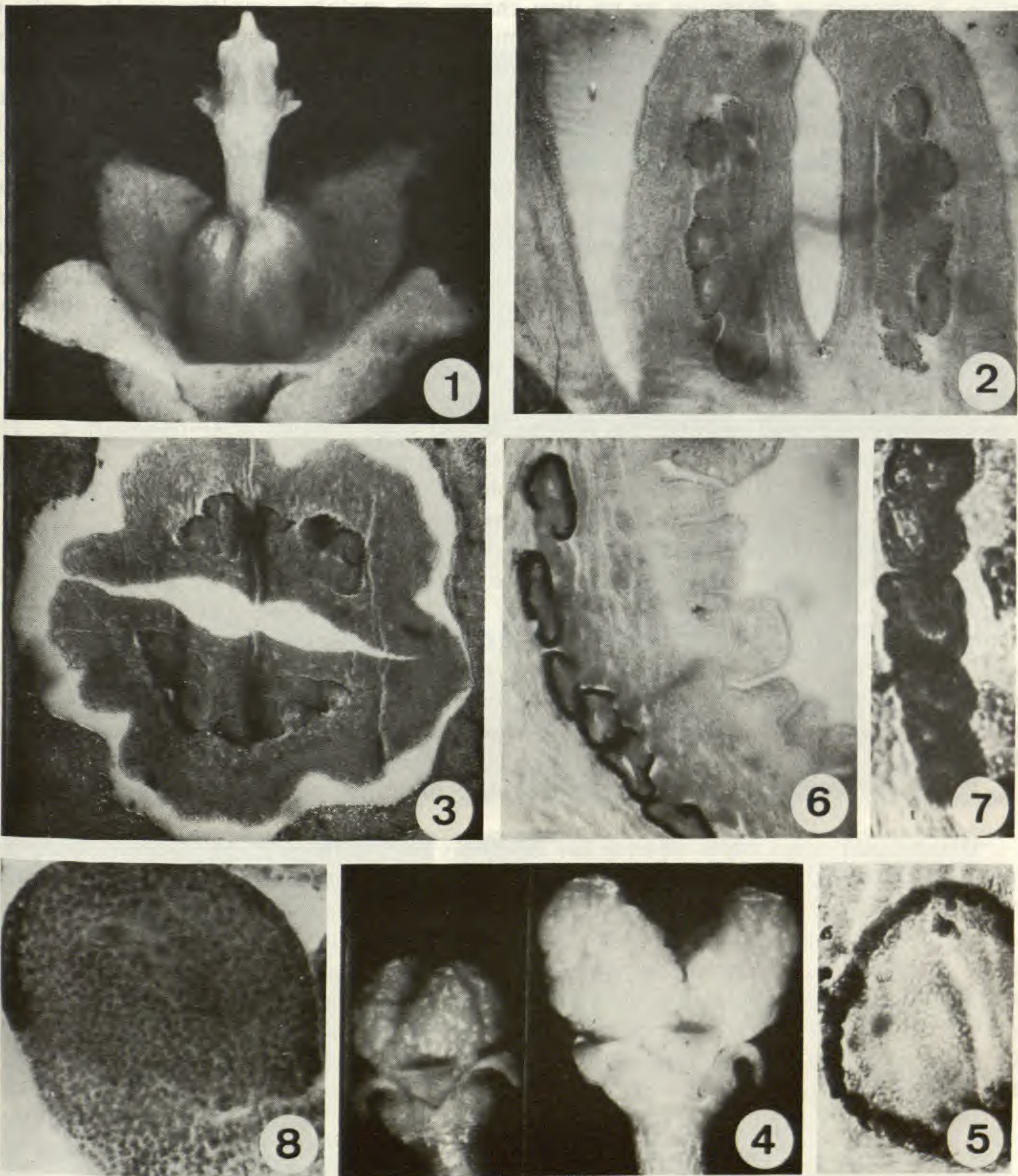
stem. = stemmadenine ; taber. = tabersonine ; voaph. = voaphylline ; coron. = coronaridine ; voac. = voacangine ; cathar. = catharanthine ; pachy. = pachysiphine.

1. CICCIO & JOSE, *Rev. latinoam. Quim.* 10 (4) : 185 (1979).
2, 3, 4. COLLERA et al., *Bol. Inst. Quim. Univ. Nacl. Anton. Mex.* 14 : 3-18 (1962).
5. CAVÉ et al., *Pl. Médicin. et Phytot.* 6 (3) : 228 (1972).
6. LE MEN-OLIVIER et al., *Phytochem.* 13 : 280 (1974).
7. GOUTAREL et al., *Ann. Pharm. fr.* 32 : 521 (1974).
8. DAS et al., *C. R. Acad. Sc., Paris* 264 : 1765 (1967).
9. BRUNETON et al., *Phytochem.* 12 : 1475 (1973).
10. KUNESCH et al., *Ann. Pharm. fr.* 26 : 79 (1968).

Rappelons qu'il a été isolé 19 alcaloïdes des feuilles ou écorces de *Voacanga africana* ; il semble donc que la graine sélectionne des alcaloïdes susceptibles de se transformer facilement ultérieurement, lors du développement de la plante.

ORIGINE DE L'ARILLE

L'origine du tégument charnu qui entoure les graines des *Tabernaemontanoideae* a été controversée. Par définition, l'arille est une enveloppe formée, à la suite de la fécondation, par le *funicule* de la graine (Dictionnaire LAROUSSE). Or, pour GUIGNARD (1917) la pulpe qui entoure les graines a pour origine l'hypertrophie du placenta. Il indique « qu'après la fécon-



Pl. 2. — **Peschiera echinata** (Aublet) A. DC. : **1**, gynécée × 10 ; **2**, coupe longitudinale de l'ovaire, le tégument des ovules commence à se pigmenter × 20 ; **3**, *ibid.*, coupe transversale, carpelles asymétriques, l'un comporte deux lobes, l'autre trois, épousant ainsi les cinq lobes de la corolle ; **4**, jeunes fruits, développement des aspérités du péricarpe × 6 ; **5**, coupe transversale de la jeune graine × 240 ; **6**, aspérités du péricarpe, jeunes graines, coupe longitudinale avec testa très coloré par la safranine × 40 ; **7**, détail de l'assise cellulaire du testa × 1200. — **Stemmadenia grandiflora** (Jacq.) Miers : **8**, ovule anatrope et son funicule, tégument coloré par la safranine × 160.

dation, le placenta *se développe* en un tissu charnu qui englobe complètement les ovules et remplit toute la cavité ovarienne au fur et à mesure qu'elle s'agrandit. Comme le péricarpe, ce tissu placentaire contient des substances protéiques, mais pas d'amidon ; il est parcouru par de nombreux faisceaux dont les uns se rendent aux graines et les autres se répandent dans la masse charnue ; on n'y remarque pas de laticifères ». Il note plus loin : « son rôle dans la nutrition des graines est manifeste car, pendant leur développement, *il diminue* peu à peu d'épaisseur pour se réduire finalement à une assez mince couche membraniforme ».

Van der Pijl (1966) est également de cet avis : il n'y a pas d'arille vrai, alors que la même année, Davis observe un véritable arille chez deux espèces : « in *Ervatamia heyneana* an aril develops from a funicular outgrowth which in *Voacanga grandifolia* forms a common fleshy mass around the seeds, and in both species, considerable chalazal growth follows fertilization ».

Par contre, Corner (1976) (Pl. 1, *9*) n'a pas observé de funicule bien qu'il emploie le mot arille : « Aril soon developing after fertilization around the attachment of the ovule » ; plus loin il précise : « The ovule has no funicle and none appears after fertilization. The aril develops from the lobule of the placental ridge on which the ovule is borne. Hence the aril can be described as placental, but these lobules may be vestiges of funicles, and if the funicle is lost it is difficult to see how else the aril could develop ».

Les précédents travaux ont porté sur des *Tabernaemontanoideae* à arille complet. Il existe en Amérique, des *Tabernaemontanoideae* à arille incomplet comme nous l'avons précédemment indiqué. Il est alors manifeste que l'arille est d'origine funiculaire comme par exemple chez *Peschiera* (Pl. 1, *1-6*). D'autre part, les nombreuses coupes anatomiques que nous avons effectuées sur des ovaires de *Tabernaemontanoideae* (Allorge, 1976 ; Allorge & Couderc, 1983, Pl. 2) indiquent à chaque fois l'existence d'un funicule manifeste auquel est lié l'arille. On observe donc un funicule aussi bien chez les genres à arille incomplet que chez les autres genres où l'arille est complet notamment chez *Stemmadenia* (Pl. 2, *8*).

L'arille est donc un véritable arille, d'origine funiculaire.

D'autre part, nous avons observé sur des fruits frais à divers stades de développement, que l'arille continue à se développer et reste charnu jusqu'à l'ouverture du fruit, il est donc loin de diminuer et se réduire à une mince couche membraniforme comme l'indique Guignard. Il n'est réduit à cette mince couche qu'une fois sec. Il n'intervient certainement pas dans la nutrition de la graine. Son rôle paraît n'être qu'attractif, en vue de la dissémination des graines. Il est consommé par des oiseaux comme l'indique l'étude des contenus stomacaux de ces oiseaux et la dispersion de *Stemmadenia donnell-smithii* par McDiarmid et al. (1977). Nous avons observé également des insectes et des fourmis chez *Bonafousia*. Certaines espèces sont consommées par les singes et les hommes.

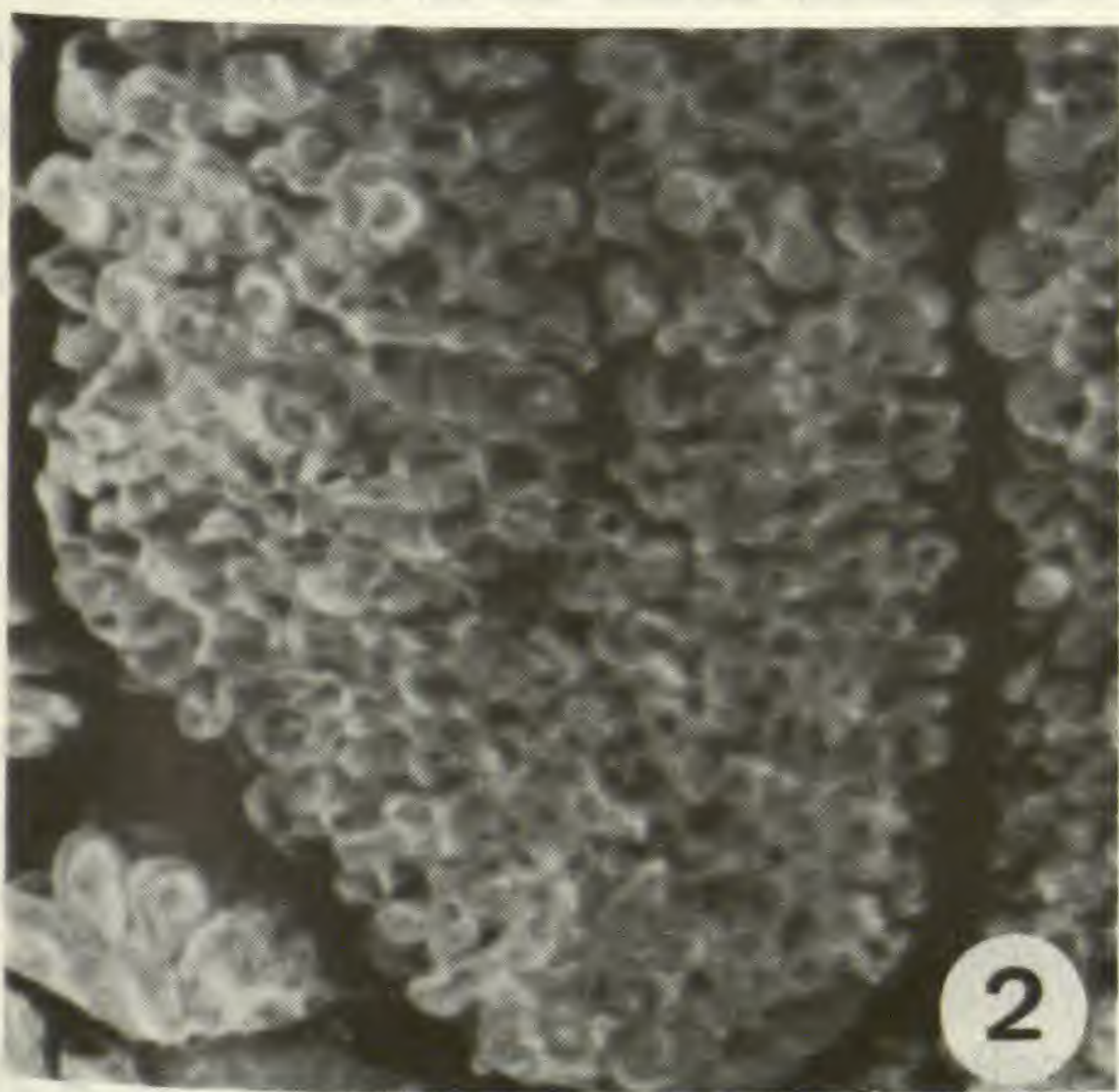
LE TÉGUMENT SÉMINAL

Les principaux travaux sur le tégument séminal des *Tabernaemontanoideae* ont été menés par Léger (1913) et Corner (1976).

Léger décrit le tégument séminal chez 7 espèces. L'une, *Voacanga macrophylla* Blume,









Pl. 3. — **Ervatamia lifuana** Boiteau & L. Allorge : Structure en nodules du testa de la graine, face dorsale : **1** × 56 ; **2** × 112 ; **3** × 168 ; **4** × 560. (Photos M.E.B. par H. Couderc, Orsay).

non mentionnée par PICHON (1947) ni à l'index de Kew, est d'attribution générique douteuse. Les six autres espèces, alors incluses dans le genre *Tabernaemontana* sensu lato, sont maintenant rattachées à divers genres. Il s'agit de :

T. barteri Hook. = *Callichilia* ; illustré par LÉGER, voir Pl. 1, *12*.
T. fragraeoides Miq. = *Ervatamia.*
T. hystrix Steudel = *Peschiera.*
T. pentastricta Scheffer = *Rejoua* ; illustré par LÉGER, voir Pl. 1, *14*.
T. sphaerocarpa Blume = *Sarcopharyngia.*
T. wallichiana Steudel = *Ervatamia* ; illustré par LÉGER, voir Pl. 1, *13*.

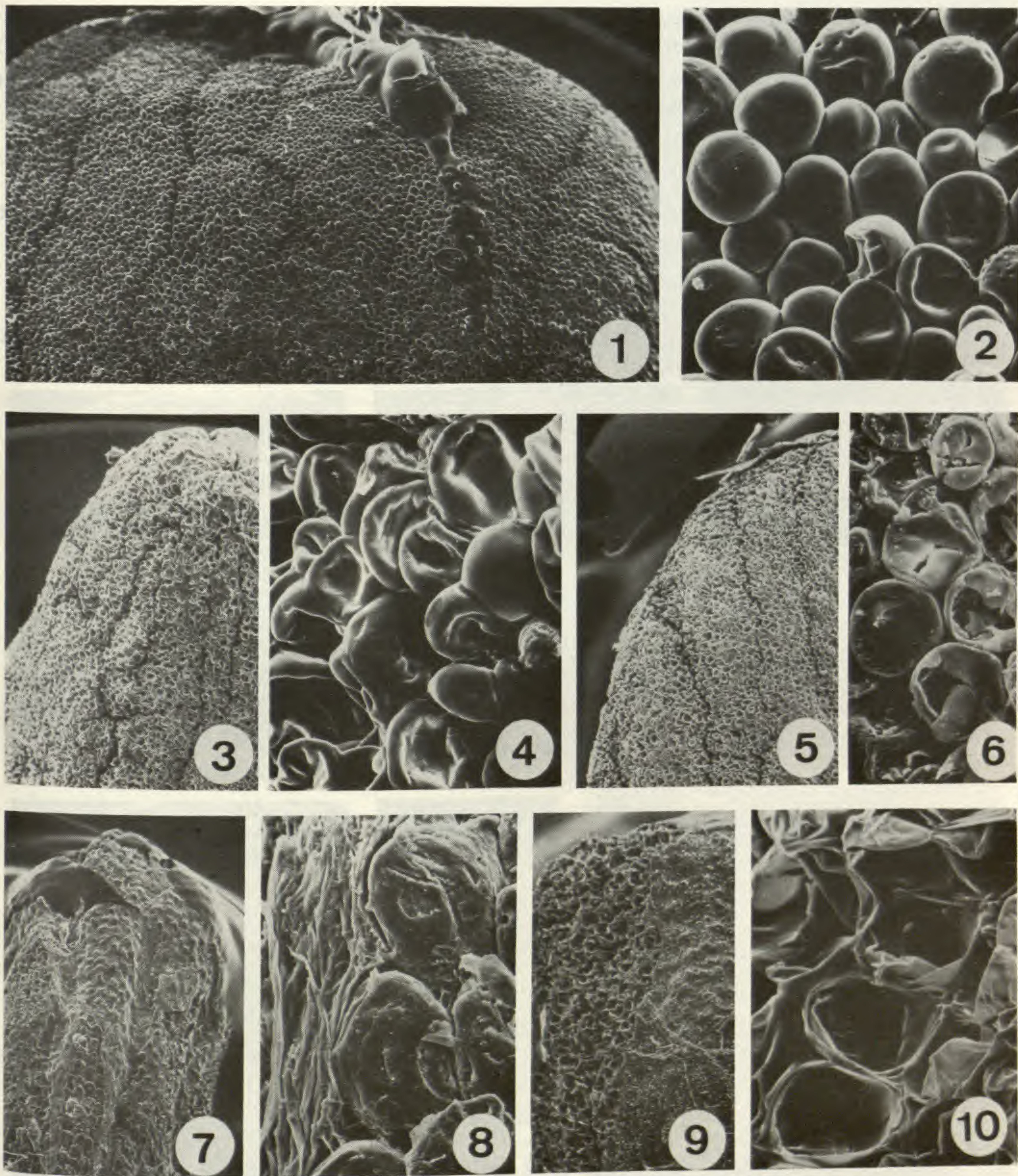
LÉGER n'a donc étudié aucun véritable *Tabernaemontana* s.s. Il indique : « suivant la disposition et la structure anatomique des cellules de l'assise épidermique, on peut regrouper, sous trois types différents, les six espèces que nous avons étudiées ». Pour la première espèce, il pense que « c'est avec les espèces du groupe du *T. sphaerocarpa* Bl. que le *Voacanga* offre dans l'organisation de sa graine, le plus de similitude ». Les trois types de LÉGER (Pl. 1, *12-14*) peuvent être ainsi définis par une clé dichotomique que nous avons établie :

1. Albumen ruminé.
   2. Crêtes constituées par des cellules épidermiques sur plusieurs rangées, à membrane lignifiée.. .... **Type I** : *Callichilia*
   2'. Pas de crêtes mais une seule assise de cellules (*nodules*) à paroi radiale épaissie en bourrelets lignifiés. .... **Type II** : *Sarcopharyngia, Ervatamia, Peschiera, Voacanga*
1'. Albumen non ruminé. Tégument séminal à nodules recouvrant des saillies de cellules épidermiques. .... **Type III** : *Rejoua*

CORNER (1976) étudie les graines de très nombreuses Dicotylédones. En ce qui concerne les *Tabernaemontanoideae*, il étudie deux espèces, *Voacanga grandifolia* (Miq.) Rolfe et un certain *Tabernaemontana sp.* provenant de Java, il s'agit sans doute de *Ervatamia dichotoma* Roxb. Ses conclusions et son illustration sont tout à fait conformes à celles de LÉGER pour son type II ; nous les avons réunies sur une même planche pour en faciliter la comparaison (Pl. 1, *11, 13*). Il montre de plus la structure en anneaux concentriques, lorsqu'on effectue une coupe transversale à la base des nodules, au niveau des bourrelets lignifiés (Pl. 1, *10*). Nous en verrons l'intérêt par la suite.

1. DÉVELOPPEMENT DU TÉGUMENT SÉMINAL

Des coupes anatomiques ont été effectuées, à partir de boutons et de jeunes fruits conservés en alcool, sur de nombreuses *Tabernaemontanoideae*. Elles montrent que dans l'ovaire de la fleur, il y a de deux à six rangées d'ovules par demi-placenta. Les ovules sont anatropes (Pl. 2, *8*) et en coupe transversale de l'ovaire (Pl. 2, *5*) chaque demi-placenta porte des ovules opposés par rapport à la suture carpellaire. Les coupes anatomiques ont mis en évidence un épiderme des ovules, fortement coloré par la safranine, révélant sa nature tannante ou sécrétrice. Les ovules présentent un tégument externe formé d'une seule assise de cellules (Pl. 2, *8*), huit à dix rangées de cellules internes, un sac embryonnaire et un micropyle. Les données bibliographiques sur le développement embryonnaire ont été



Pl. 4. — Testa à nodules : **1, 2, Pandaca debrayi** ; **3, 4, Stemmadenia galeottiana** ; **5, 6, Sarcopharyngia crassa** ; **7, 8, Pagiantha cerifera** ; **9, 10, Voacanga africana**. 1, 3, 5, 7, 9 × 60 ; 2, 4, 6, 8, 10 × 600. Le matériel, soit frais, soit en alcool, présente un testa à nodules bien conservés alors que le matériel sec est très altéré et son testa peut passer, à l'examen à la loupe binoculaire, pour un testa à alvéoles (voir Pl. 7 et 8). Le testa à nodules se retrouve à Madagascar, en Amérique, en Afrique et en Océanie. (M.E.B., Laboratoire de Géologie, Muséum, Paris).

récapitulées par HAMEL (1983). Les cellules internes se résorbent au fur et à mesure du développement du sac embryonnaire.

Dans la coupe d'un jeune fruit (long de 0,5 cm) de *Peschiera echinata* (Aublet) A. DC., on constate une accentuation de la coloration par la safranine et un épaississement du tégument séminal (Pl. 2, *4, 6, 7*). A ce stade on ne distingue aucune structure différenciée.

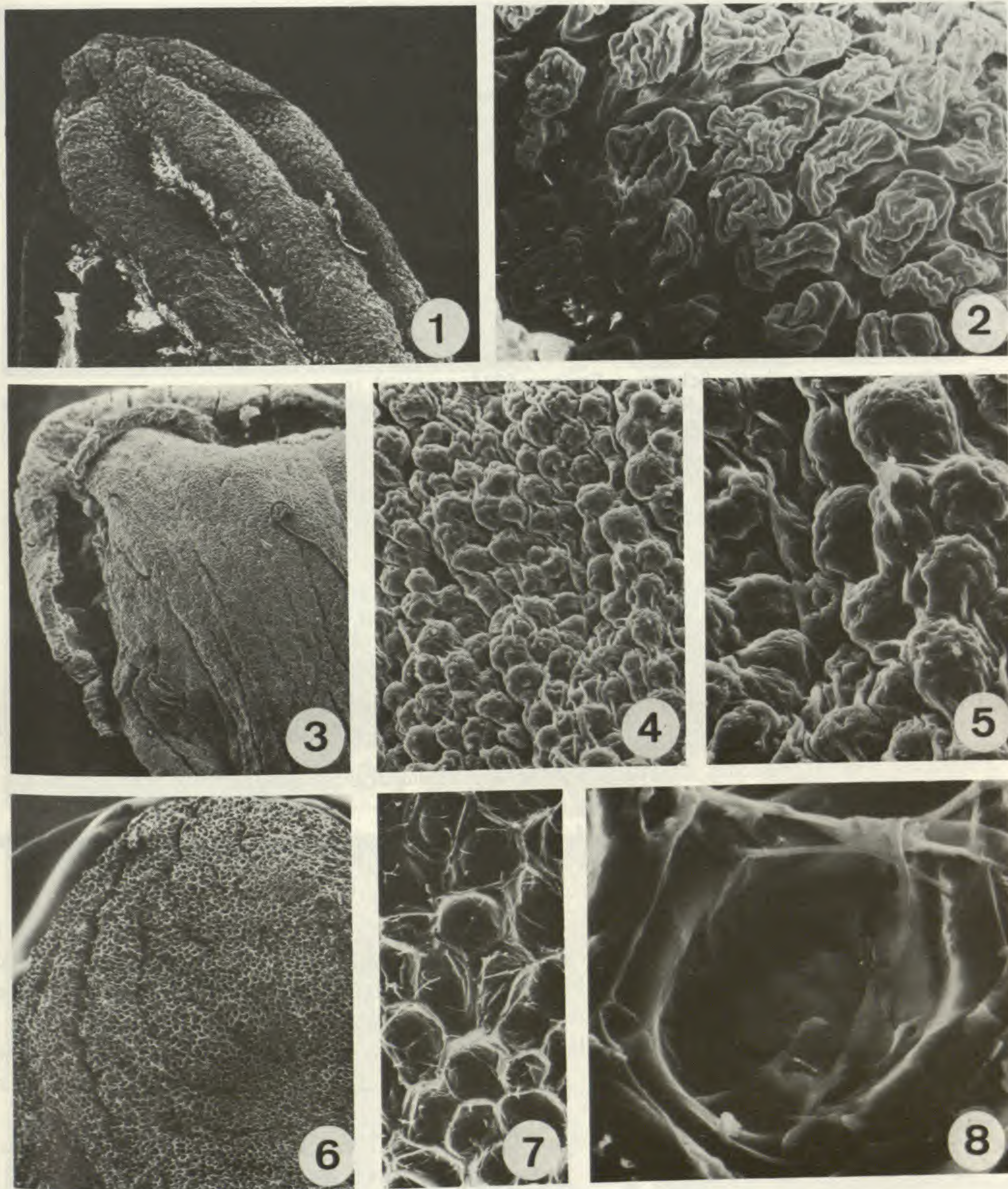
2. ORNEMENTATION DU TÉGUMENT SÉMINAL

Pour notre étude, nous avons examiné du matériel conservé au Muséum de Paris, en provenance de divers pays et appartenant à diverses tribus et sous-tribus, comme on peut le voir d'après le Tableau 2 et la liste du matériel étudié au M.E.B.

TABLEAU 2 : Classification des *Tabernaemontanoideae* (31 genres), d'après les travaux de MARKGRAF (1938), récapitulés *in* ALLORGE et al. (1981).

TRIBUS	Macoubeae	*Macoubea*	2, Am
	Woytkowskieae	*Woytkowskia*	2, Am
	Voacangeae	*Voacanga*	12, T, O, M, A
	Tabernaemontaneae		
	SOUS-TRIBUS		
	Ervatamiinae	*Pagiantha*	6, O
		Rejoua	3, O
		Pandacastrum	1, M
		Ervatamia	95, A, O
		Hazunta	7, M
		Capuronetta	1, M
		Muntafara	1, M
		Pterotaberna	1, T
	Tabernaemontaninae	*Peschiera*	18, Am
		Stenosolen	5, Am
		Tabernaemontana	15, Am
		Bonafousia	26, Am
		Anartia	6, Am
		Stemmadenia	15, Am
	Sarcopharyngiinae	*Leptopharyngia*	1, T
		Protogabunia	2, T
		Camerunia	2, T
		Pandaca	26, M
		Schizozygia	1, T
		Tabernanthe	6, T
		Gabunia	7, T
		Sarcopharyngia	16, T
		Domkeocarpa	1, T
		Daturicarpa	3, T
	Callichiinae	*Callichilia*	8, T
		Crioceras	1, T
		Calocrater	1, T
		Carvalhoa	1, T

A : Asie ; Am : Amérique ; M : Madagascar ; T : Afrique tropicale ; O : Océanie.



Pl. 5. — **1, 2, Anartia olivacea** : testa à nodules plissés ; **3, 4, 5, Peschiera vanheurckii** : testa granuleux ; **6, 7, 8, Schizozygia coffeoides** ; testa à mailles. Les deux premières espèces sont américaines, la dernière africaine. 1, 3, 6 × 60 ; 2, 4, 7 × 600 ; 5 × 1440 ; 8 × 3000. (M.E.B., Laboratoire de Géologie, Muséum, Paris).

ORIGINE DES GRAINES OBSERVÉES AU M.E.B.

AMÉRIQUE

Tabernaemontana citrifolia L. : *Hahn 122*, matériel sec.
Stemmadenia galeottiana (A. Rich.) Miers : *Sastre 4838*, matériel sec.
Anartia olivacea (Muell. Arg.) Markgraf : *Moretti 626*, matériel en alcool.
Bonafousia sananho (Ruiz & Pavon) Markgraf : *Tournon s.n.*, matériel en alcool.
Peschiera australis (Muell. Arg.) Miers : *Desalbres s.n.*, matériel en alcool.
Peschiera vanheurckii (Muell. Arg.) L. Allorge : *Tournon s.n.*, matériel en alcool.

AFRIQUE

Sarcopharyngia crassa (Benth.) Boiteau : *Aké Assi s.n.*, matériel en alcool.
Calocrater preussii K. Schum. : *Klaine 3117*, matériel sec.
Carvalhoa macrophylla K. Schum. : *Sacleux 1721*, matériel sec.
Callichilia monopodialis (K. Schum.) Stapf : *Farron 7358*, matériel sec.
Schizozygia coffeoides Baillon : *Stolz 1966*, matériel sec.
Tabernanthe iboga Baillon : *Bernardi 8222*, matériel sec.
Voacanga africana Stapf : *Dubois 24*, matériel sec.

MADAGASCAR

Hazunta membranacea (A. DC.) Pichon : *Service forestier 8062*, matériel en alcool.
Pandaca debrayi Markgraf : *Service forestier 27690*, matériel en alcool.

OCÉANIE

Ervatamia lifuana Boiteau & L. Allorge : *Sévenet 461*, fruit frais obtenu d'une plante issue d'un semis en serres (Gif s/Yvette).
Pagiantha cerifera (Pancher & Sebert) Markgraf : *Vieillard 2957*, matériel sec.

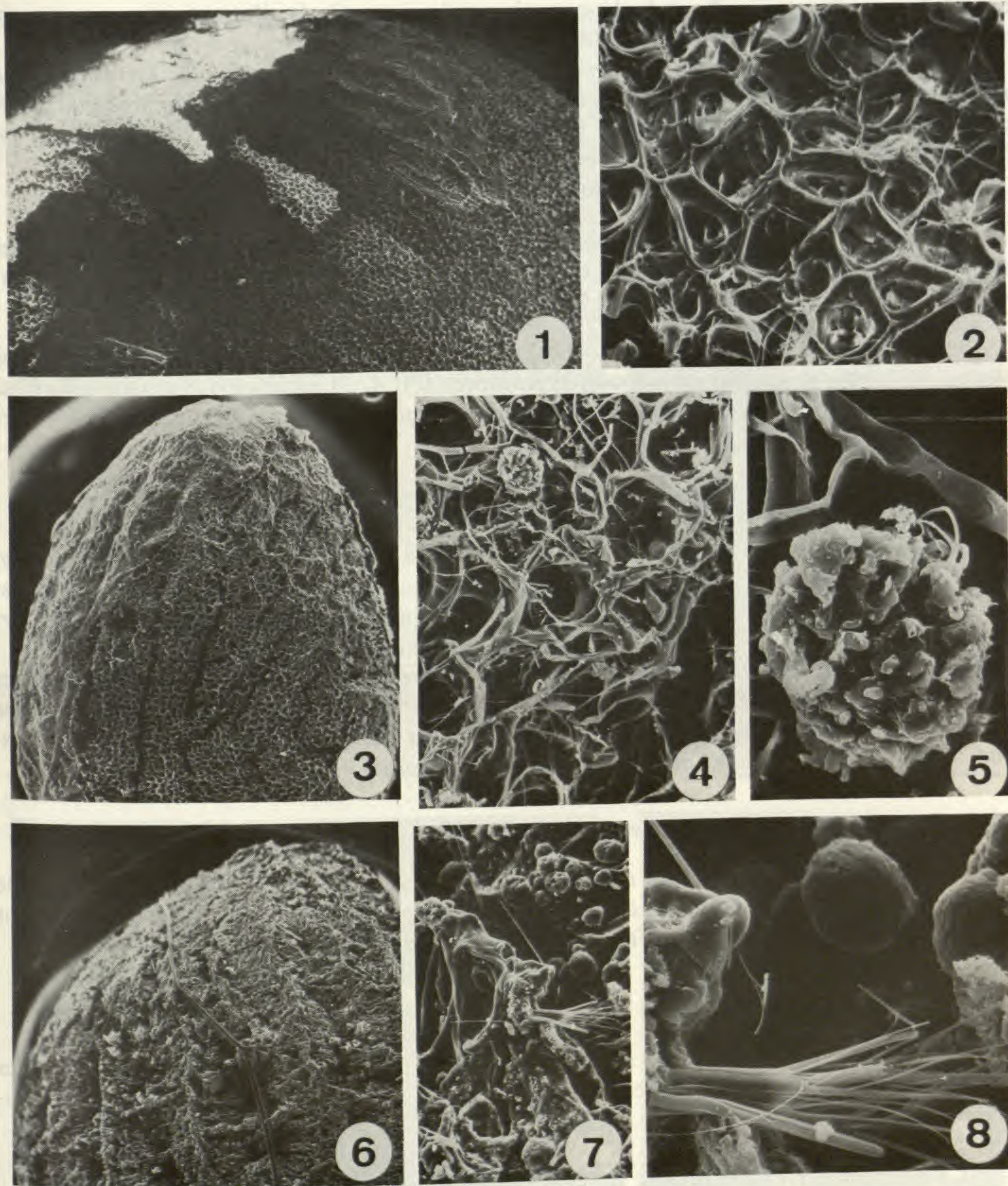
En plus de ce matériel observé au M.E.B., un nombre important d'espèces a été préalablement examiné à la loupe binoculaire.

Lorsque le matériel était conservé en alcool, l'arille s'enlevait aisément. Par contre, le matériel sec a dû être porté à ébullition afin de débarrasser les graines de l'arille, et il fut quelquefois impossible de le retirer totalement. Nous nous sommes limitée alors à dégager une surface suffisante pour l'observation du tégument séminal. De ce fait, l'observation à partir de matériel en alcool est préférable car on ne risque pas de léser les ornementations, de plus le séchage modifie les structures, d'où la nécessité de les étudier au M.E.B. qui permet une meilleure définition.

Nous avons pu mettre en évidence cinq types d'ornementation du tégument séminal.

1) Tégument séminal à nodules

Nous avons rencontré ce type le plus fréquemment. Il correspond au type II de LÉGER et à celui décrit par CORNER.



Pl. 6. — Testa à mailles : **1, 2, Hazunta membranacea** ; **3, 4, 5, Carvalhoa macrophylla** ; **6, 7, 8, Calocrater preussii.** 1, 3, 6 × 60 ; 2, 4, 7 × 600 ; 5 × 3000 ; 8 × 2340. (M.E.B., Laboratoire de Géologie, Muséum, Paris).

Chaque nodule est unicellulaire. La membrane n'est pas uniforme ; simple dans sa partie supérieure, elle se lignifie à la base en bourrelets constitués d'anneaux concentriques, rendant cette paroi très épaisse et rigide.

Ce type est pantropical. Il existe chez *Ervatamia et Pagiantha* (Asie et Océanie), *Voacanga* (paléotropical), *Pandaca* (malgache), *Sarcopharyngia* (africain) et *Stemmadenia* (américain). Nous y avons rattaché le type III de LÉGER (*Rejoua*) d'après son dessin (Pl. 1, *14*) où le tégument séminal apparaît couvert de nodules.

On peut y rattacher également deux types un peu modifiés, américains :

a) *Tégument séminal à nodules plissés* à la partie supérieure (Pl. 5, *1, 2*). Le matériel étudié ayant été conservé en alcool, ces plissements ne peuvent être dus à la dessication. *Anartia*.

b) *Tégument séminal granuleux* : Les nodules chez *Peschiera vanheurckii* sont très réduits ; la comparaison avec les espèces précédentes (Pl. 4, 5) où le grossissement utilisé est le même (× 600) montre la différence. On atteint une grandeur semblable avec un grossissement de 1440.

2) Tégument séminal à mailles

Ce type de tégument est présent chez quatre genres : *Hazunta* (malgache), *Schizozygia, Carvalhoa* et *Calocrater* (africains). Ces mailles sont constituées d'un bourrelet épais qui est facilement observable chez *Schizozygia* (Pl. 5, *8*) avec un grossissement de 3000. Chez *Carvalhoa* et *Calocrater*, il s'y ajoute des éléments filamenteux et globuleux.

Les sillons de la graine de *Calocrater* (Pl. 6, *6*) ne sont pas arrondis comme ceux des genres précédents mais aigus, formant des crêtes. On retrouve ce caractère accentué chez *Callichilia*, également africain, analysé anatomiquement par LÉGER (Pl. 1, *12*) et qui correspond à son type I. Mais cependant leur tégument séminal est très différent (Pl. 8, *7, 8*).

3) Tégument séminal à alvéoles

Ce type de tégument présente des alvéoles et est même parfois presque lisse. Il semble que ces alvéoles soient constituées d'un bourrelet très petit (Pl. 7 ; 8, *1-6*). Il n'est présent que chez les genres américains : *Tabernaemontana, Bonafousia* et *Peschiera.*

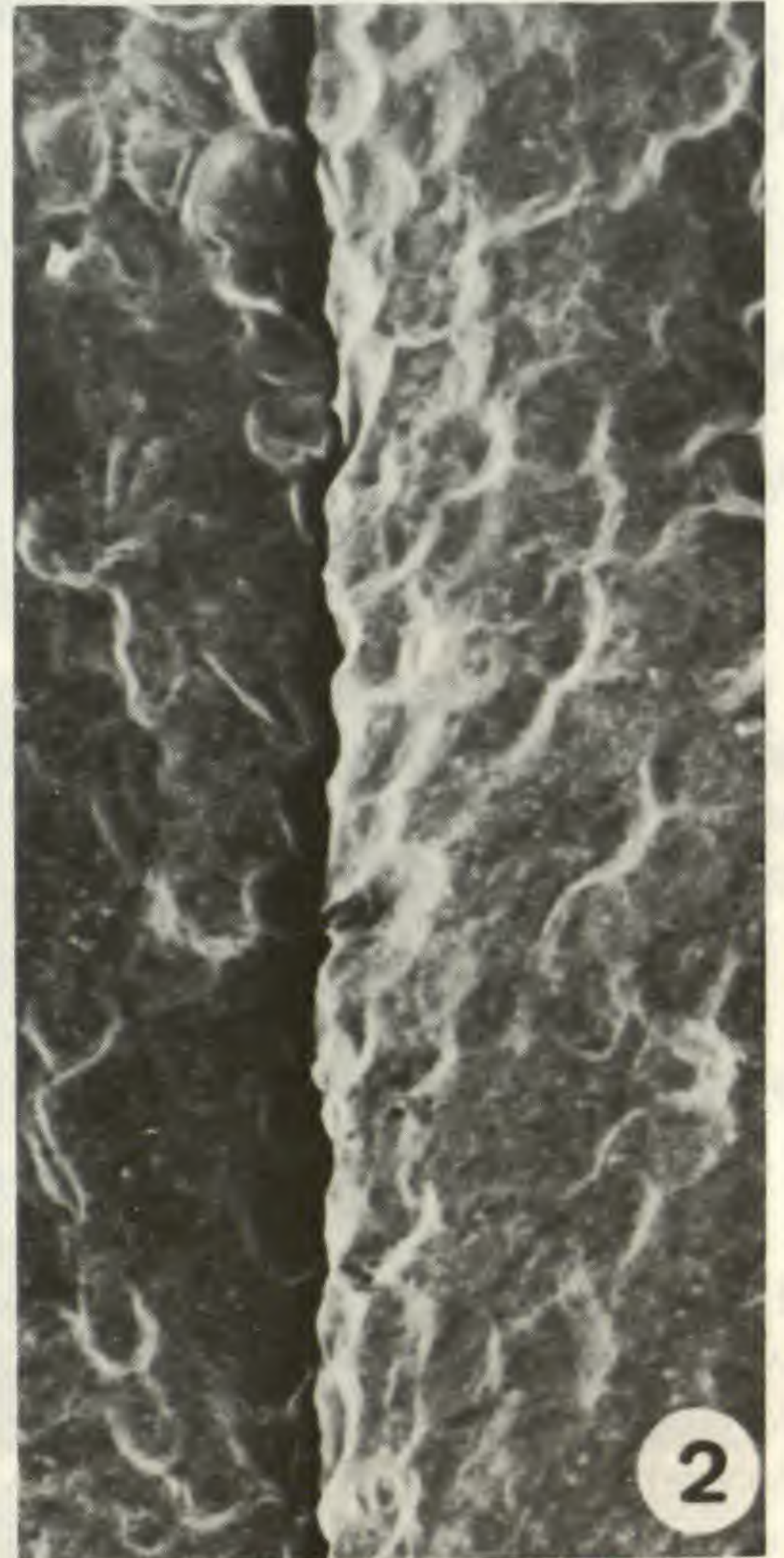
4) Tégument plissé-ridé

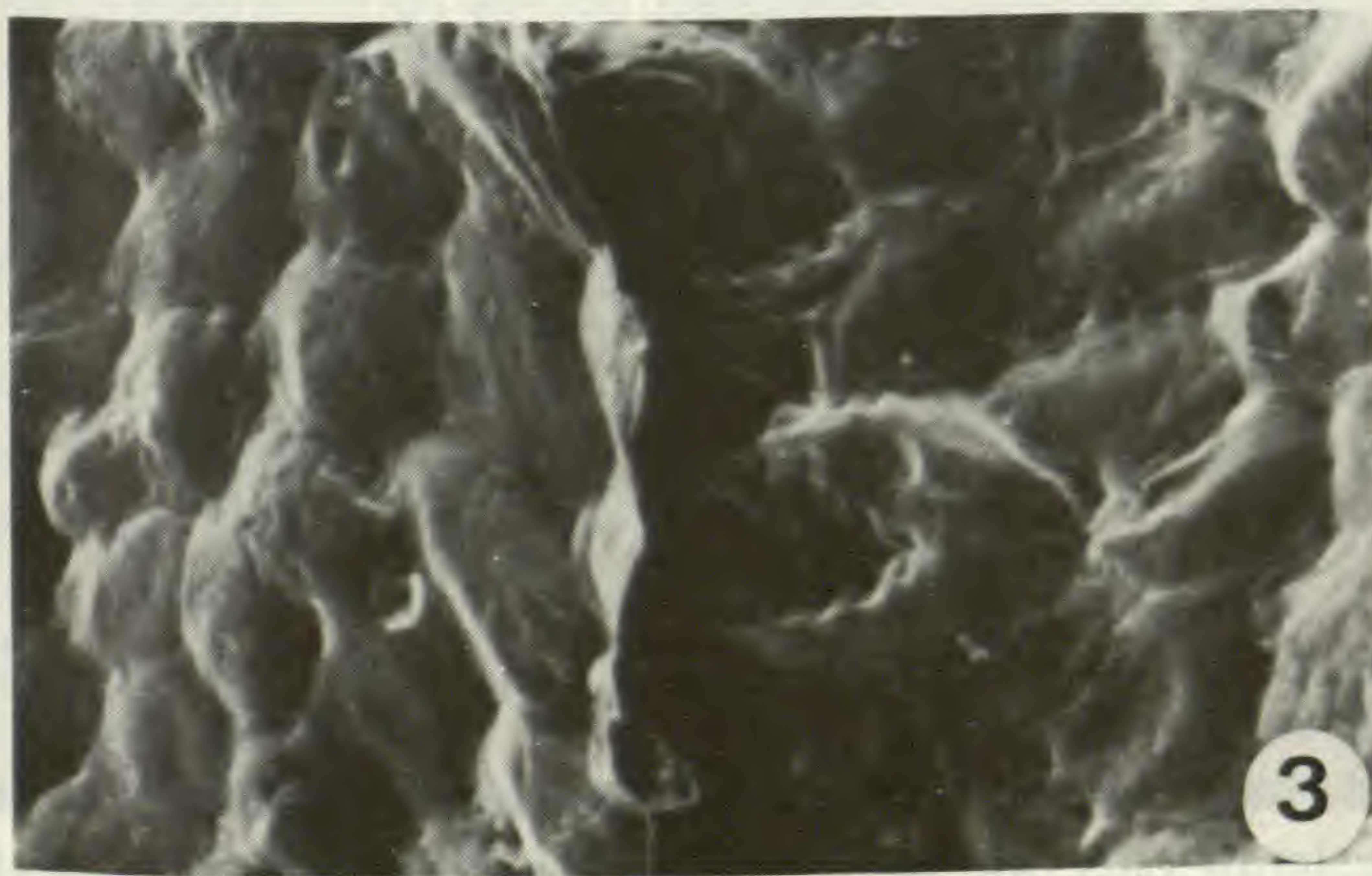
Chez *Callichilia* le tégument séminal est constitué de plis discontinus formant des crêtes. LÉGER a démontré que ces crêtes étaient formées par des cellules à membranes lignifiées en nombre variable.

5) Tégument à circonvolutions plissées-ridées

Chez *Tabernanthe* (Pl. 8, *9, 10*) on ne trouve ni crêtes ni sillons mais des circonvolutions dont le tégument séminal présente le même type d'ornementation que l'espèce précédente. La différence ne provient donc pas du tégument mais de la forme de l'albumen.









Pl. 7. — Testa à alvéoles : **Bonafousia columbiensis** : 1 × 56 ; 2, 3 × 168 ; 4 × 280. (Photos M.E.B. par H. Couderc, Orsay).

Ces divers types peuvent être résumés comme suit :

1) Tégument à nodules correspondant aux types II et III de LÉGER (Pl. 3 et 4) ; pantropical : *Ervatamia, Pagiantha, Voacanga, Sarcopharyngia, Pandaca, Stemmadenia.* D'après Léger : *Peschiera* (*pro parte*), *Rejoua.*

a) Tégument à nodules plissés : *Anartia.*

b) Tégument granuleux : *Peschiera* (*pro parte*).

2) Tégument à mailles ; Madagascar, Afrique (Pl. 5, 6) : *Hazunta, Carvalhoa, Calocrater.*

3) Tégument à alvéoles ; Amérique (Pl. 7, 8) : *Tabernaemontana, Bonafousia, Peschiera* (*pro parte*).

4) Tégument plissé-ridé correspondant au type I de LÉGER ; Afrique : *Callichilia.*

5) Tégument à circonvolutions plissées-ridées ; Afrique : *Tabernanthe.*

A la loupe binoculaire, nous avions déjà noté que si dans leur ensemble chaque genre de *Tabernaemontanoideae* est homogène en ce qui concerne l'ornementation de leur tégument séminal, il existait quelquefois des exceptions ; l'emploi du M.E.B. confirme ce fait pour le genre *Peschiera.*

REMARQUES GÉNÉRALES ET CONCLUSION

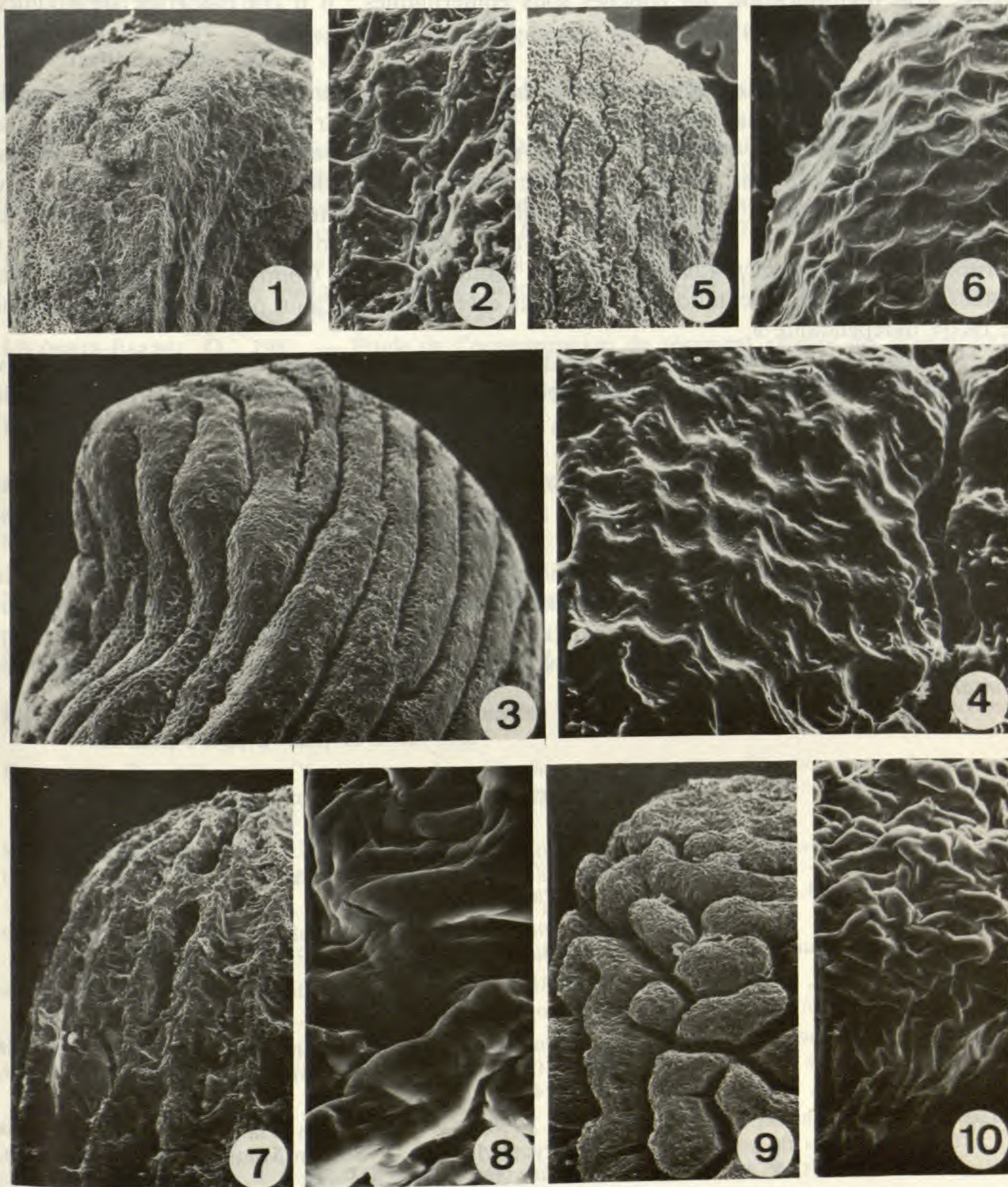
Des études au M.E.B. du tégument séminal ont porté sur différentes familles (SAINT-MARTIN, 1978, sur les *Papilionaceae* ; KAPLAN, 1981, sur les *Saxifragaceae* ; LECOMPTE-BARBET, 1981, sur les *Ononis* (*Papilionaceae*) ; KERAUDREN-AYMONIN, 1983, sur les *Bignoniaceae* ; ÇELEBIOĞLU et al., 1983, sur les *Caryophyllaceae* ; DICKISON, 1984, sur les *Cunoniaceae*). Elles présentaient toutes par ordre de complexité croissante les diverses structures rencontrées. Cependant, LECOMPTE-BARBET notait : « par commodité d'expression nous considérons que les formes tuberculées paraissent plus élaborées que les formes lisses. Ceci n'exclut pas l'hypothèse inverse dans laquelle les formes lisses dériveraient des formes ornementées par simplification du tégument ».

Nous avons préféré présenter les types que nous avons distingués non par ordre croissant de complexité, mais selon un schéma évolutif probable construit d'après les données anatomiques et la répartition géographique des divers types.

Le type à nodules est le plus complexe. L'anatomie décrite aussi bien par LÉGER que par CORNER montre que les membranes anticlines des nodules sont épaissies en anneaux concentriques formant des bourrelets lignifiés. Par ailleurs, ce type est le plus répandu et est pantropical.

Le tégument séminal à mailles pourrait résulter du maintien de la partie lignifiée de la base des nodules. Il est présent en Afrique et à Madagascar.

Le tégument à alvéoles, presque lisse, résulterait de la disparition presque totale des nodules du tégument dont il ne subsisterait plus que la base et un bourrelet très atténué. Il n'a été observé que chez certains genres américains. Nous avons montré (ALLORGE, 1983) que le phylum américain, d'après les données de la morphologie florale et de l'architecture de la ramification, était le plus évolué.



Pl. 8. — Testa à alvéoles : **1, 2, Tabernaemontana citrifolia** ; **3, 4, Bonafousia sananho** ; **5, 6, Peschiera australis**. — Testa plissé-ridé : **7, 8, Callichilia monopodialis**. — Testa à circonvolutions plissées-ridées : **9, 10, Tabernanthe iboga**. 1, 3, 5, 7, 9 × 60 ; 2, 4, 6, 8, 10 × 600. Les trois premières espèces sont américaines, les deux autres africaines. (Photos M.E.B., Laboratoire de Géologie, Muséum, Paris).

Les derniers types, plissés-ridés et à circonvolutions plissées-ridées sont dus, d'après LÉGER, à la multiplication des couches sous épidermiques ; il n'y a pas trace de nodules. Ces derniers types sont africains.

Cela tendrait à montrer que le type le plus primitif, si notre hypothèse est exacte, est le type de tégument séminal comportant des nodules, à partir duquel les autres types se seraient différenciés. Il y aurait eu, comme pour l'architecture et l'arille, évolution régressive (involution). On doit encore noter que la distribution des divers types de tégument séminal ne correspondent pas toujours à la classification obtenue à partir des données de la morphologie florale. Les précédentes études au M.E.B. ne sont pas davantage parvenues à corroborer les taxonomies admises pour les groupes étudiés. Comme l'indique LECOMPTE-BARBET (1981) « l'ornementation du tégument externe de la graine paraît donc avoir évolué de façon indépendante ».

Nous pensons nécessaire toutefois de donner ces résultats, bien que partiels, ne serait-ce que pour permettre ultérieurement une meilleure analyse des caractères de l'ensemble de la sous-famille des *Tabernaemontanoideae*.

Si l'évolution s'est bien effectuée dans le sens indiqué précédemment les observations présentées ci-dessus donnent un argument à une origine monophylétique des *Tabernaemontanoideae*.

Cette origine monophylétique est indiquée également par la chimiotaxonomie, avec la présence de la tabersonine, précurseur, dans presque toutes les graines des *Tabernaemontanoideae*, aussi bien chez les espèces américaines, africaines et malgaches, que chez les *Stemmadenia* et *Voacanga* qui ne diffèrent pas, dans leur stade juvénile, des autres *Tabernaemontanoideae*.

BIBLIOGRAPHIE

ALLORGE, L., 1975. — *Morphologie et biologie florales des Apocynacées. Applications taxonomiques.* Diplôme E.P.H.E., 3e section, 114 p., Paris.

ALLORGE, L., 1983. — *Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines ; Morphologie, Systématique, Chimiotaxonomie et Biogéographie.* Thèse d'État, Poitiers, 681 p., 137 pl.

ALLORGE, L., HUSSON, H.-P. & SASTRE, C., 1981. — Morphologie et chimiotaxonomie des Apocynacées. Conclusions phylogéniques et biogéographiques. *C. R. Soc. Biogéogr.* 57 : 112-126.

ALLORGE, L. & COUDERC, H., 1983. — La syncarpie chez Tabernanthe et sa particularité dans la sous-famille des Tabernaemontanoideae (Apocynaceae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 4e sér., sect. B, *Adansonia,* n° 2 : 213-240.

ÇELEBIOĞLU, T., FAVARGER, C. & HUYNH, K. L., 1983. — Contribution à la micromorphologie de la testa des graines du genre Minuartia (Caryophyllaceae). I. Section Minuartia. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 4e sér., 5, sect. B, *Adansonia,* n° 4 : 415-435.

CORNER, E.J.H., 1976. — *The seeds of Dicotyledons,* Vol. 1, 311 p., Cambridge University Press.

DAVIS, G. L., 1966. — *Systematic embryology of the Angiosperms,* Wiley and Son, 528 p., New York, London and Sydney.

DICKISON, W. C., 1984. — Fruits and seeds of the Cunoniaceae. *J. Arnold Arbor.* 65 (2) : 148-190.

Gottlieb, O. R., 1982. — *Micromolecular evolution, systematics and ecology*, pp. 71-79, Springer, Berlin et New York.

Guignard, L., 1893. — Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. *Journ. Bot.* 7 : 6.

Guignard, L., 1917. — L'ovule chez les Apocynacées et les Asclépiadacées. *Mém. Acad. Sc. Inst. Fr.* 55 : 1-34.

Hamel, M.-C., 1983. — Contribution bibliographique à la connaissance botanique des Apocynacées. 1. Données morphologiques et biologiques. *Rev. gén. Bot.* 90 : 221-300.

Kaplan, K., 1981. — Embryologische, pollen-und samenmorphologische Untersuchungen zur Systematik von Saxifraga (Saxifragaceae). *Bibl. Bot. Stuttgart*, helf 134, 56 p., 26 pl., 31 fig.

Keraudren-Aymonin, M., 1983. — Caractères et intérêt taxinomique de l'ornementation tégumentaire des graines de quelques espèces de Begonia de Madagascar observées en M.E.B. *Bull. Soc. bot. Fr.* 130, Lettres bot. 4/5 : 329-338.

Lecompte-Barbet, O., 1981. — Étude de l'ornementation du tégument externe des graines d'Ononis L. au M.E.B. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 4e sér., 3, sect. B, *Adansonia*, n° 1 : 19-36.

Léger, P. V., 1913. — *Recherches sur la structure anatomique du tégument séminal des Apocynacées et des Asclépiadacées.* Thèse Doct. Univ. Pharm., Paris, 51 p., 32 fig.

Le Men-Olivier, L., Richard, B. & Le Men, J., 1974. — Alcaloïdes des graines de Pandaca retusa. *Phytochemistry* 13 : 280-281.

Mac Diarmid, R. W., Ricklefs, R. E. & Foster, M. S., 1977. — Dispersal of Stemmadenia donnell-smithii (Apocynaceae) by birds. *Biotropica* 9 : 9-25.

Markgraf, F., 1938. — Die Amerikanischen Tabernaemontanoideen. *Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem* 14 : 151-184.

Miers, J., 1878. — *Apocynaceae of South-America*, Willians and Norgate, 291 p., London-Edimburg.

Pichon, M., 1947. — Classification des Apocynacées VIII. Les Voacanga d'Afrique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 2e sér., 19 : 409-416.

Rafidison, P., 1984. — *Chromatographie d'analogues structuraux d'acides gras. Application à l'Huile de Voacanga africana.* Thèse d'État es-Sciences pharmaceutiques, Université Paris-Sud, 210 p.

Saint-Martin, M., 1978. — Observations séminologiques au M.E.B. de diverses espèces de Papilionacées. *C. R. Acad. Sc., Paris* 287 (10) : 927-930.

Van der Pijl, L., 1966. — Ecological aspects of fruit evolution. *Proc. K. ned. Akad. Wet.* 69 : 597-640.

[illegible], 1962. — [illegible].

[illegible], L., 1950. — Recherches sur le développement de la [illegible] et de [illegible]. [illegible].

[illegible], 1961. — [illegible].

[illegible], 1962. — [illegible].

[illegible], 1951. — [illegible].

[illegible], 1963. — Contribution à l'étude [illegible].

[illegible], 1961. — Étude de l'[illegible].

[illegible], 1913. — Recherches sur la structure [illegible]. Thèse Doct. [illegible], Paris.

LE [illegible], 1978. — [illegible].

MAC [illegible], 1977. — [illegible].

[illegible], 1953. — [illegible].

[illegible], 1970. — [illegible].

[illegible], 1963. — Classification des [illegible] VIII. [illegible]. Bull. [illegible] Paris, 2e sér., 35 : [illegible].

[illegible], 1956. — Contribution à l'étude [illegible]. Thèse d'État [illegible]. 206 p.

[illegible], M., 1973. — Observations morphologiques [illegible].

VAN DER [illegible], L., 1968. — [illegible].

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 4 : 453-456.

The identity of *Leucopogon violaceospicatus* Guillaumin (*Epacridaceae*) and its transfer to the genus *Styphelia*

G. McPherson

Summary : New material confirms that *Leucopogon violaceospicatus* Guillaumin is a good species belonging to the genus *Styphelia.*

Résumé : Un nouveau matériel confirme que *Leucopogon violaceospicatus* Guillaumin est une bonne espèce appartenant au genre *Styphelia.*

Gordon McPherson, Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri, U.S.A.

Guillaumin (1965) published the name *Leucopogon violaceospicatus* based on a specimen bearing buds and fruits collected in New Caledonia by R. F. Thorne in 1959. However, Virot considered the taxon conspecific with *Styphelia coryphila* (Guillaumin) Sleumer in his treatment of the family for the Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances (1975). Flowering material of the former taxon seems to have been collected only recently, and it permits the conclusion that Thorne's material does indeed represent a distinct species. A list of the features that distinguish it from the two New Caledonian species most similar to it is presented below (Table 1), and it is illustrated in Pl. 1 and in Virot (1975, Pl. 4, *1*).

Virot, following Sleumer (1963), interpreted *Styphelia* J. E. Sm. as a rather diverse genus, including in its synonymy *Leucopogon* R. Br. and *Cyathopsis* Brongn. & Gris, among others. Since no modern treatment of the genera of *Epacridaceae* has been published (although one is, according to Smith, 1981, in preparation), and given that closely related species are treated in New Caledonia as members of *Styphelia*, I consider the following transfer appropriate.

Styphelia violaceospicata (Guillaumin) McPherson, *comb. nov.*

— *Leucopogon violaceo-spicatus* Guillaumin, Univ. Iowa Stud. Nat. Hist. 20 (7) : 42 (1965).

I share with Virot (*in litt.*) the opinion that *S. violaceospicata* is most closely related to *S. floribunda* (Brongn. & Gris) Sleumer, the strongest similarities being those concerning their corollas and stamens (see Table 1). However, the former is 5-merous while the latter is 4-merous and consequently sometimes placed in *Cyathopsis*. If our view of the relationship between *S. violaceospicata* and *S. floribunda* is accepted, then partedness alone has little value except at the specific level in this case.

TABLE 1

	S. violaceospicata	*S. floribunda*	*S. coryphila*
Adult leaves	9-28 mm long, 3-12 mm wide	4-8 mm long, 2-6 mm wide	7-26 mm long, 3-10 mm wide
Inflorescence length	13-40 mm	6-11 mm	5-15 mm
Flowers per inflorescence	3-20	1-7	3-8
Flower type	5-merous	4-merous	5-merous
Corolla	5-6 mm long, the tube shorter than sepals, the lobes *ca.* 12 × longer than tube	4-6 mm long, the tube equal to or longer than sepals, the lobes 2-4 × longer than tube	2.5-3.5 mm long, the tube equal to or longer than sepals, the lobes equal to or 1/2 length of tube
Filaments	4-5 mm long, 4-5 × length of anthers	3-4 mm long, *ca.* 3 × length of anthers	less than 1 mm long, shorter than anthers
Fruit	4 mm long, 6 mm diameter, pink-red	3 mm long, 3-4 mm diameter, yellow or red	7-8 mm long, 7 mm diameter, black
Distribution	NW peridotitic mountains (Kaala, Koniambo)	peridotitic areas in general	peridotitic southern quarter of island



Pl. 1. — **Styphelia violaceospicata** (Guillaumin) McPherson : **1**, general aspect × 1 ; **2, 3**, leaves × 2.7 ; **4**, inflorescence with young buds × 2.7 ; **5**, flower × 4 ; **6**, petals, stamens and ovary × 4 ; **7**, stamen (face and profile) × 8 ; **8**, fruit × 3.3. (1-3, 5-8, *McPherson 5315* ; 4, *Thorne 28213*).

SPECIMENS STUDIED : NEW CALEDONIA : *MacKee 24622*, Mt. Kaala, pente S, 600-700 m, 6.11. 1971 (bud) ; *25105*, same plant as *24622*, 3.3.1972 (ft.) ; *McPherson 5315*, Mt. Koniambo, *ca*. 500 m, 6.1.1983 (fl.) ; *5598, ibid*., 29.3.1983 (ft.) ; *Thorne 28213*, Mt. Kaala, *ca*. halfway up, 23.10.1959 (bud, ft.), type (P).

LITERATURE CITED

GUILLAUMIN, A., *in* THORNE, R. F., 1965. — Floristic relationships of New Caledonia. *Univ. Iowa Stud. Nat. Hist*. 20 (7) : 42.

SLEUMER, H., 1963. — Florae Malesianae precursores XXXVII. Materials towards the knowledge of the Epacridaceae mainly in Asia, Malaysia, and the Pacific. *Blumea* 12 : 145-163.

SMITH, A. C., 1981. — *Flora Vitiensis Nova* 2 : 721.

VIROT, R., 1975. — Epacridaceae, *in Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 6 : 10-103.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section B, *Adansonia,* n° 4 : 457-468.

Cissus populnea Guill. & Perr. (*Vitaceae*) en République Populaire du Bénin

S. DE SOUZA & P. HOUNGNON

Résumé : *Cissus populnea* Guill. & Perr., espèce essentiellement savanicole, est l'une des 11 espèces de *Cissus* connues en République Populaire du Bénin. Particulièrement appréciée, ses usages domestiques se classent sous 3 rubriques : alimentation, construction des habitations, pharmacopée. L'étude anatomique et chimique de divers organes explique ses utilisations ainsi que son biotope.

Summary : *Cissus populnea* Guill. & Perr., essentially a savannah species, is one of the 11 species of *Cissus* known in the People's Republic of Benin. Its domestic uses which are particularly appreciated are classified under 3 headings : food, house-building, pharmacopeia. The anatomical and chemical study of various organs explains both the properties for which it has been used as well as its biotope.

Simone de Souza & Paul Houngnon, Laboratoire de Biologie végétale, Université nationale du Bénin, B.P. 526, Cotonou, R. P. du Bénin.

INTRODUCTION

En République Populaire du Bénin, le genre *Cissus* (*Vitaceae*) est représenté par 11 espèces dont 6 localisées dans les régions montagneuses de l'Atacora où certaines y sont sûrement endémiques. On les trouve dans des milieux divers (Tableau 1).

L'aire de *Cissus populnea* Guill. & Perr., espèce disséminée, exclusivement savanicole, s'étale sur tout le pays, de la côte atlantique au Sud (6° de latitude Nord) à la frontière du Niger au Nord (12° de latitude Nord) avec un maximum de densité dans les régions de forêt claire et savane boisée comprises entre les 7e et 10e parallèles. De part et d'autre de ces limites, dans la zone des mosaïques forêts semi-décidues / savanes au Sud, domaines soudanien et sahélien au Nord, elle y est sporadique.

La désignation est différente selon les ethnies : *Asan* en Fon (provinces du Centre et du Sud) ; *Ajan, Ajara, Ogbolo* en Yoruba (province du Sud-Est) ; *Sanru* en Bariba (province du Nord-Est) ; *Muyawammu* en Ditammari (province du Nord-Est) ; *Adeflo* en Mina ; *Kufetri, Agbo* en Waci (province du Sud-Ouest).

C'est une forte liane ligneuse, rampante sur le sol ou grimpant sur des arbres à l'aide de vrilles ramifiées (Pl. 1, *1*). Sa longueur peut atteindre 30 m pour un diamètre de 8 à 10 cm à la base. Défeuillée de décembre à février (saison sèche), elle produit des rejets à partir de la souche et des bourgeons axillaires dès les premières pluies de mars (Pl. 1, *4*). Son

écorce subéreuse, gris poudreux, lui permet de résister au passage des feux de brousse. Floraison et fructification ont lieu de mai à juillet. — Pl. 2.

TABLEAU 1 : Liste des *Cissus* récoltés en République Populaire du Bénin et conservés dans l'Herbier National.

ESPÈCES	N° D'HERBIER	MILIEUX ET LOCALITÉS
C. amoena Gilg & Brandt	1489	Savanes sur collines ; Natitingou (Atacora)
C. aralioides (Welw. ex Baker) Planch.	57	Forêt ; Bembé (Ouémé)
		Forêt ; Lama (Zou)
		Galerie ; Pendjari (Atacora)
C. barteri Planch.	58	Savane ; Pendjari (Atacora)
C. doeringii Gilg & Brandt	59	Savane ; Birni et Bassila (Atacora)
C. cornifolia (Baker) Planch.	60	Savane ; Pendjari (Atacora)
C. glaucophylla Hook.	63	Forêt ; Niaouli (Atlantique)
		Forêt ; Gbégon (Zou)
		Forêt ; Lama (Zou)
C. kouandeensis A. Chev.	65	Savane ; Pendjari (Atacora)
C. palmatifida (Baker) Planch.	66	Savane ; Agouna (Zou)
C. petiolata (Hook. f.) Planch.	67	Forêt ; Dangbo (Ouémé)
		Forêt ; Lama (Zou)
		Galerie ; Savalou (Zou)
C. populnea Guill. & Perr.	68	Savane ; Calavi (Atlantique)
		Savane ; Lama (Zou)
		Savane ; Ewé/Kétou (Ouémé)
		Savane ; Parakou (Borgou)
C. quadrangularis L.	69	Steppe à épineux ; Karimama (Borgou)
		Savane ; Calavi (Atlantique)
		Forêt ; Missérété (Ouémé)
		Lisière de forêt ; Dogbo (Mono)

UTILISATIONS

A. AU BÉNIN

1) *Alimentation*

Cissus populnea peut être qualifié de « liane à eau » à l'instar de *Tetracera potatoria* des régions de forêt dense humide sempervirente. Les chasseurs et les cultivateurs s'en désaltèrent. Pendant la saison sèche, une tige de 30 m de longueur et 10 cm de diamètre fournit en une demi-heure 3 litres de sève incolore et sans saveur prononcée. Pour obtenir un bon écoulement il faut sectionner la liane en tronçons de 50 cm de longueur. En saison des pluies, le débit est moindre, 1/2 litre pour le même temps. Vers la fin de l'écoulement des









Pl. 1. — **1, Cissus populnea** grimpant dans les arbres après le passage du feu (mois de mars) ; **2**, coupe du limbe montrant les grosses cellules aquifères hypodermiques s'enfonçant dans le mésophylle ; **3**, paquet de raphides dans une poche fusiforme ; **4**, rejets après le passage du feu et les premières pluies.

gommes et mucilages apparaissent au niveau de la section et colmatent les vaisseaux. C'est le tronçon le plus basal qui fournit le plus de sève.

La racine entre dans certaines préparations culinaires, particulièrement pour donner l'onctuosité aux sauces ; deux procédés sont employés :

— On ajoute à la sauce la racine pulvérisée après séchage (la poudre se vend sur les marchés du Sud du Bénin sous le nom de Asan Do = Asan, nom de la plante ; Do, la racine).

— On remue la sauce avec un segment de racine de 20 cm de longueur, écrasé à son extrémité : les mucilages s'écoulent et épaississent la sauce au bout de 5 à 10 minutes. Le fruit écrasé joue le même rôle.

La racine, tendre et riche en réserves amylacées, est recherchée par les rongeurs, les phacochères et les éléphants.

Les feuilles constituent un fourrage pour les herbivores sauvages et domestiques.

2) *Pharmacopée*

La médecine traditionnelle béninoise reconnaît à cette plante des propriétés diurétiques (la sève), spermatogènes et aphrodisiaques (la tige).

Recette spermatogène et aphrodisiaque : la tige, nettoyée, coupée en petits morceaux est mise à macérer dans une jarre pendant 12 heures. Le liquide de macération, additionné de farine de maïs, se consomme sous forme de bouillie.

3) *Construction des habitations*

La tige fraîche, pilée avec du sable fin, constitue un mortier imperméable dont on enduit la face externe des murs et le sommet des clôtures en terre. Cette méthode se pratique également avec les fruits de *Parkia biglobosa*.

L'écorce isolée du bois, le bois lui-même, ou encore la tige entière, fendus longitudinalement en plusieurs parties, constituent des liens solides et résistants aux termites pour attacher la paille sur les chevrons des toitures ainsi que les fagots de bois récoltés en brousse.

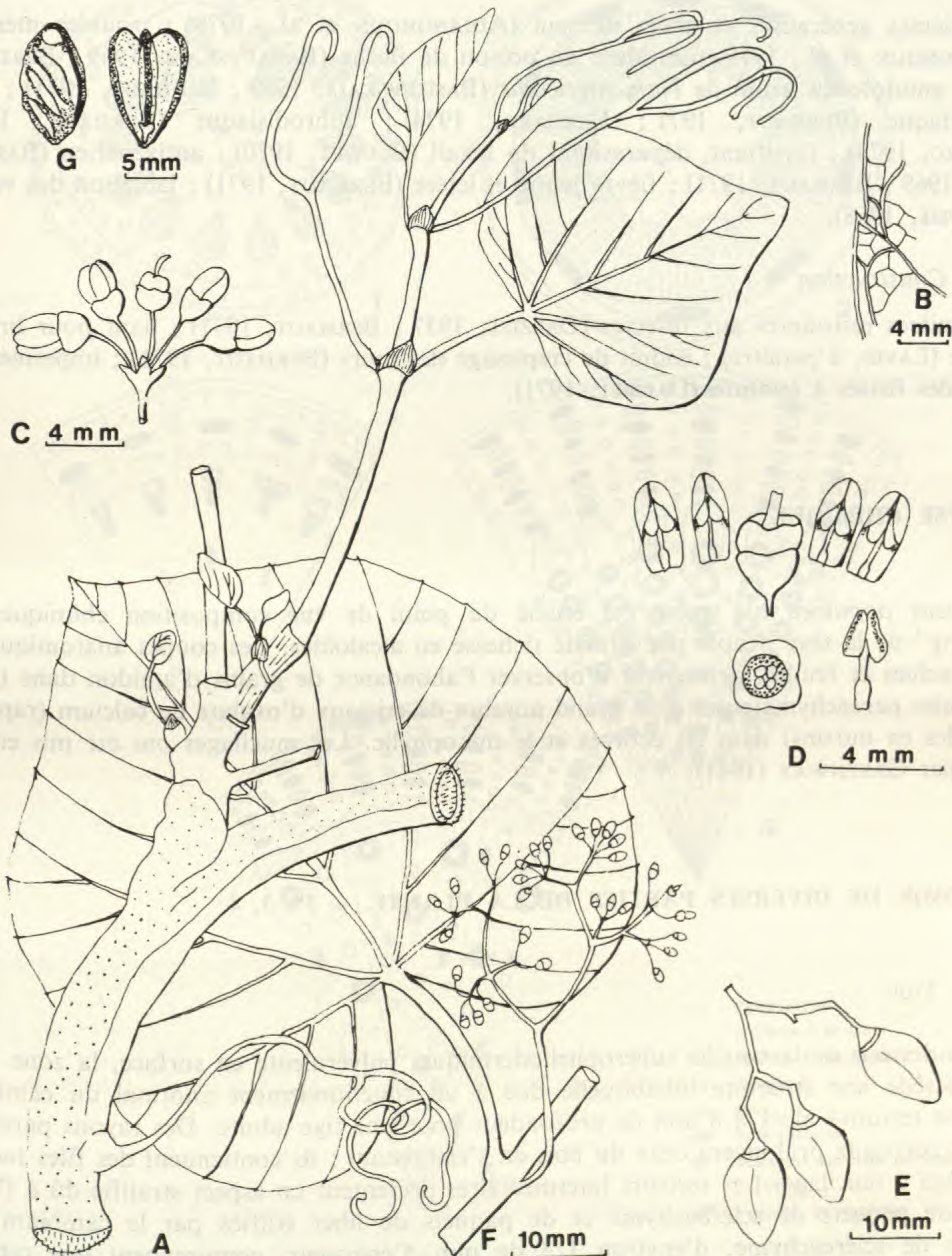
B. Dans les autres pays d'Afrique

L'aire de *Cissus populnea* couvre les pays situés au Sud du 15e parallèle Nord, du Sénégal à l'Éthiopie et descend jusqu'au Zaïre. Elle n'inclut pas le Gabon ni l'Afrique de l'Est (Lavie, à paraître).

Les principaux usages signalés peuvent, comme pour le Bénin, se résumer sous 3 rubriques : alimentation, pharmacopée, construction.

1) *Alimentation*

La sève constitue une boisson (Adam, 1963) et sert à falsifier le miel (Dalziel, 1937).



Pl. 2. — Morphologie de **Cissus populnea** ; **A**, rejet × 2/3 ; **B**, dent du limbe ; **C**, ombelle ; **D**, fleur disséquée ; **E**, fruits mûrs ; **F**, feuille et inflorescence ; **G**, graine et embryon.

2) *Pharmacopée*

Œdèmes généralisés et abcès de sein (ADJANOHOUN et al., 1979) ; troubles mentaux (ADJANOHOUN et al., 1979) ; antidote du poison de flèche (BASILEVSKAIA, 1969 ; BERHAUT, 1971) ; antidote du venin de *Naja nigricollis* (BASILEVSKAIA, 1969 ; BERHAUT, 1971) ; anti-helminthique (BERHAUT, 1971 ; KERHARO, 1974) ; aphrodisiaque (BERHAUT, 1971 ; KERHARO, 1974) ; fortifiant, déparasitant du bétail (BOUDET, 1970) ; antivénérien (BASILEVSKAIA, 1969 ; BERHAUT, 1971) ; fièvre jaune et ictère (BERHAUT, 1971) ; lactation des vaches (TCHOUMÉ, 1968).

3) *Construction*

Lanières résistantes aux insectes (DALZIEL, 1937 ; BERHAUT, 1971) ; liant pour briques d'argile (LAVIE, à paraître) ; enduit de crépissage des murs (BERHAUT, 1971) ; imperméabilisation des fosses à teinture (DALZIEL, 1971).

ANALYSE CHIMIQUE

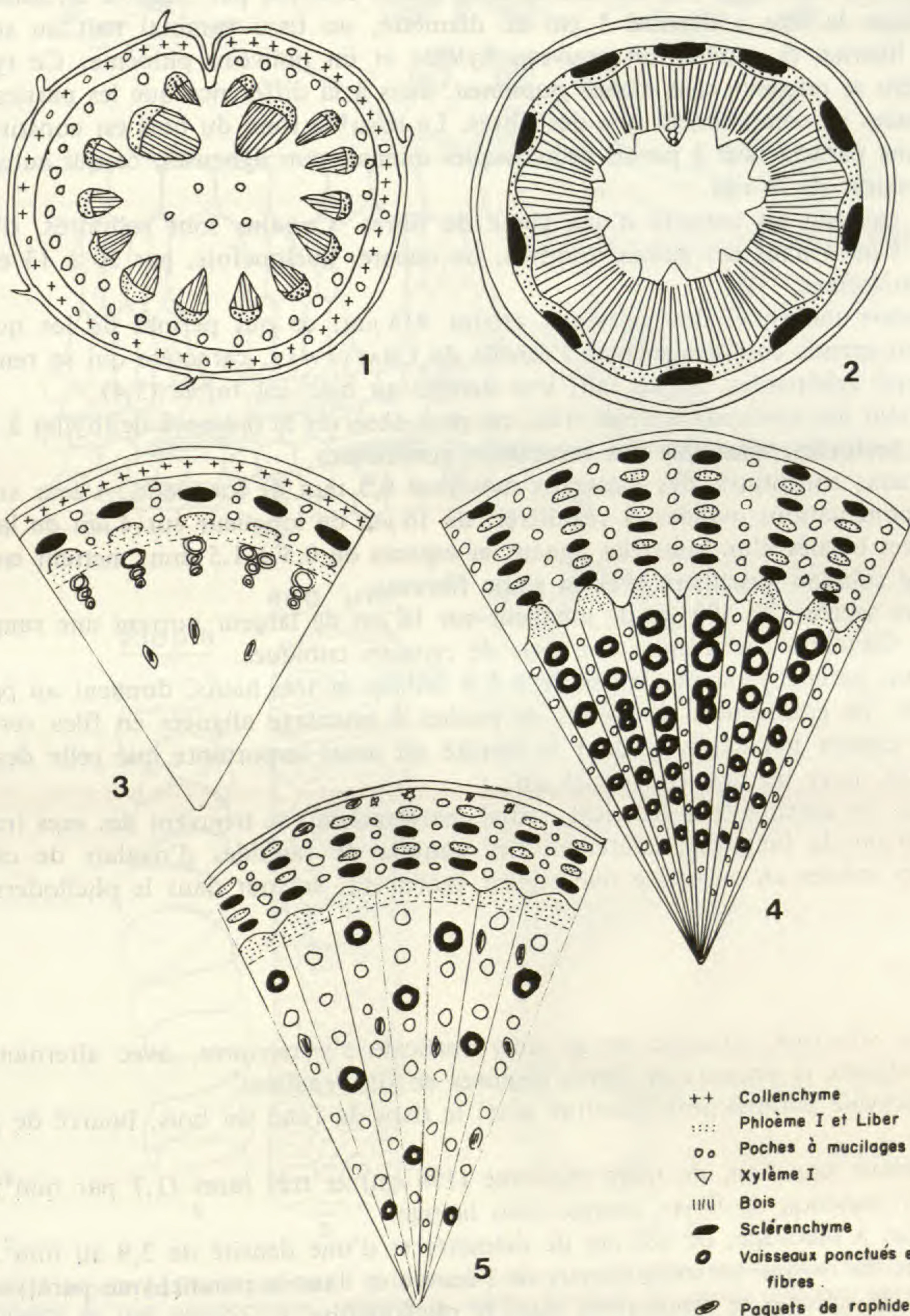
Cissus populnea n'a guère été étudié du point de vue composition chimique. Un screening [1] de la sève dénote une grande richesse en alcaloïdes. Les coupes anatomiques de tiges, racines et feuilles permettent d'observer l'abondance de grains d'amidon dans toutes les cellules parenchymateuses et le grand nombre de cristaux d'oxalate de calcium (raphides et mâcles en oursins) dans les écorces et le mésophylle. Les mucilages ont été mis en évidence par GREENWAY (1941).

ANATOMIE DE DIVERSES PARTIES DE LA PLANTE. — Pl. 3, 4.

A. TIGE

Au-dessous de la couche subérophellodermique, pulvérulente en surface, la zone corticale possède une structure inhabituelle due à un fonctionnement anormal du cambium, lequel se retrouve alors à 8 mm de profondeur pour une tige adulte. Des rayons parenchymateux corticaux prolongent ceux du bois en s'élargissant ; ils contiennent des files radiales de poches à mucilage. Les secteurs intermédiaires présentent un aspect stratifié dû à l'alternance de paquets de sclérenchyme et de paquets de liber édifiés par le cambium. Les paquets de sclérenchyme, d'environ 1/3 de mm d'épaisseur, comprennent une centaine d'éléments fibreux de 21 μm de diamètre et à lumière importante (13 μm). Des épaississe-

1. Analyse non publiée, réalisée par M[me] NONFON, Université Nationale du Bénin.



Pl. 3. — Anatomie de **Cissus populnea**, coupes transversales : 1, coupe transversale du pétiole ; 2, coupe transversale de la vrille ; 3, coupe transversale de la jeune tige ; 4, coupe transversale de la tige âgée ; 5, coupe transversale de la racine.

ments secondaires anormaux ont été décrits chez *Cissus scariosa* par SCHENK & SOLEREDER (1908) : lorsque la tige a dépassé 1 cm de diamètre, un tissu cambial naît au sein du parenchyme libérien et produit un nouveau xylème et un nouveau phloème. Ce type de fonctionnement se retrouve chez *Cissus populnea*, mais à la différence que les parties lignifiées néoformées ne comprennent que des fibres. Le tissu de fond du bois est constitué par du parenchyme paratrachéal à parois cellulosiques minces, non ligneuses, ce qui autorise la consistance souple de la tige.

Chaque vaisseau est entouré d'une gaine de fibres. Certains sont solitaires, d'autres groupés par 3 ou 4 dans des gaines jointives, ou encore, quelquefois, par 10 à 13 en files radiales scalariformes.

Le diamètre tangentiel des vaisseaux atteint 414 μm, ce qui permet de les qualifier d'extrêmement grands conformément à l'échelle de CHATTAWAY, caractère qui se remarque chez les plantes grimpantes. De ce fait, leur densité au mm^2 est faible (3,4).

A l'intérieur des vaisseaux à l'état frais, on peut observer la présence de thylles à parois cellulosiques perforées, ainsi que des substances gommeuses.

Les éléments constitutifs des vaisseaux mesurent 0,5 mm de longueur. A leur surface, en plus des ponctuations ovoïdes et régulières, de 16 μm de longueur sur 4 μm de largeur, de gros orifices bordés d'un bourrelet ligneux et espacés de 0,5 à 1,5 mm, mettent en communication le contenu vasculaire avec la gaine fibreuse.

Les fibres septées, de 500 μm de longueur sur 16 μm de largeur portent une rangée de perforations. Certaines contiennent une série de cristaux cubiques.

Les rayons parenchymateux, larges de 6 à 8 cellules et très hauts, donnent au bois un aspect lamellé. Ils contiennent des séries de poches à mucilage alignées en files verticales simulant des canaux imparfaits et dont la densité est aussi importante que celle des vaisseaux ponctués, pour un diamètre de 25 μm.

Dans tous les parenchymes (cortical, radial, paratrachéal) se trouvent des sacs transparents, de 120 μm de longueur, contenant des paquets de raphides d'oxalate de calcium (Pl. 1, *3*). Des mâcles en oursin se remarquent également, surtout dans le phelloderme.

B. RACINE

La même structure atypique de la zone corticale s'y retrouve, avec alternance de paquets de phloème et paquets de fibres disposés en files radiales.

Le parenchyme paratrachéal constitue aussi le tissu de fond du bois, bourré de grains d'amidon.

Les vaisseaux ponctués, de taille moyenne (154 μm) et très rares (1,7 par mm^2) sont entourés d'un manchon de fibres comme dans la tige.

Les poches à mucilage, de 282 μm de diamètre et d'une densité de 2,9 au mm^2, sont disposées dans les rayons parenchymateux de l'écorce et dans le parenchyme paratrachéal.

Des îlots de sclérites se remarquent dans le phelloderme.

Les parenchymes ligneux renferment de nombreux sacs à raphides orientés radialement.

Pl. 4. — Anatomie de **Cissus populnea** : **1**, **2**, coupe transversale de feuille ; **3**, épiderme inférieur de feuille avec stomates de type anomocytique, raphides et mâcles d'oxalate de calcium vus par transparence dans le parenchyme sous-jacent ; **4**, série de poches à mucilage formant un canal imparfait ; **5**, vaisseau ponctué avec thylles ; **6**, coupe transversale du bois. (ei = épiderme inférieur ; es = épiderme supérieur ; f = fibres ; gp = glande perlée ; h + tp = hypoderme + tissu palissadique ; p = parenchyme contenant des paquets de raphides ; pm = poche à mucilage ; pn = poil naviculaire ; p pt = parenchyme paratrachéal ; pr = parenchyme radial ; r = sac à raphide ; st = stomate anomocytique ; th = thylle ; vc = verrues cratériformes ; vp = vaisseau ponctué).

C. La vrille

La vrille, ramifiée vers son milieu, possède une structure caulinaire, avec un cercle continu de bois et de liber entouré de paquets de fibres faisant face aux pointes de xylème primaire.

La structure corticale atypique observée dans la tige et dans la racine ne s'y retrouve pas.

D. Le pétiole

L'échancrure adaxiale crée une symétrie bilatérale nette. L'épiderme porte des poils unicellulaires simples. Le collenchyme sous-épidermique contient de nombreuses poches à mucilage. Une quinzaine de faisceaux libéro-ligneux sont disposés sur un cercle et renforcés par 2 faisceaux supplémentaires adaxiaux de taille plus importante.

E. Le limbe

Les épidermes, constitués de cellules polyédriques à parois rectilignes, sont recouverts d'une cuticule ornementée de fines stries et portant des verrues cratériformes de 6 à 8 μm de diamètre, surtout abondantes à la face abaxiale. La pilosité de la face inférieure des jeunes feuilles est réalisée par des poils tecteurs unicellulaires, naviculaires, de 230 μm d'envergure.

Des glandes perlées, déjà signalées chez *Cissus, Leea* et *Vitis* (Metcalfe & Chalk, 1972) se présentent ici comme des disques bruns, de 30 μm de diamètre, courtement pédonculés et pourvus d'un orifice central entouré d'un cercle de 5 à 6 cellules. Leurs caractéristiques varieraient selon la vigueur de la plante et l'état hygrométrique de l'air (Metcalfe & Chalk, 1972).

Poils naviculaires et glandes perlées sont caducs chez la feuille adulte.

Les deux épidermes portent des stomates. Tandis qu'ils sont dispersés sur toute la face inférieure du limbe avec une densité de 192 au mm^2, les stomates se répartissent en 2 files linéaires de part et d'autre de la face supérieure des nervures, à raison de 12 par mm. Leur structure, constante des deux côtés, correspond au type cellulaire irrégulier (ou anomocytique). Leur taille moyenne est de 30 μm à l'état jeune, 40 μm à l'état adulte.

L'originalité de structure de la feuille de *Cissus populnea* consiste en l'aspect de l'hypoderme, représenté par de grosses cellules aquifères en forme d'outre, s'enfonçant dans les deux rangées de cellules palissadiques et atteignant le parenchyme lacuneux, ce qui constitue un caractère remarquable pour la mise en réserve de l'eau (Pl. 1, *2*).

Des mâcles d'oxalate de calcium se disposent en séries dans le parenchyme lacuneux, le long des nervures. L'abondance des sacs à raphides se remarque surtout dans les jeunes feuilles. En général, ces deux sortes de cristaux se condensent à proximité de l'épiderme inférieur.

Des fibres septées cristallines engainent les vaisseaux spiralés des nervures.

CONCLUSION

Au Bénin, *Cissus populnea* est apprécié comme une plante aux multiples usages domestiques. L'étude anatomique et chimique des divers organes explique son utilité et son biotope :

— Les paquets de fibres corticales édifiés par suite du fonctionnement atypique du cambium donnent des « liens d'écorce ».

— Les vaisseaux entourés de fibres septées cristallines peuvent aussi constituer des lanières.

— L'énorme diamètre des vaisseaux permet l'accumulation d'une quantité importante de sève et facilite son écoulement lorsqu'on sectionne la tige qui reste vivante bien que défeuillée pendant la saison sèche. Les thylles ralentissent la circulation. Chasseurs et paysans peuvent se désaltérer.

— Parallèlement aux vaisseaux, les poches à mucilage, alignées en canaux imparfaits, laissent descendre leur contenu lorsqu'on tient le fragment de tige ou de racine en position verticale. Les mucilages desséchés des racines pulvérisées retrouvent leur onctuosité lorsqu'on les met dans les sauces.

— L'hypoderme permet l'accumulation de l'eau lorsque la plante est à l'état feuillé. L'adaptation à la sécheresse ainsi réalisée en fait une espèce savanicole de choix.

— La profondeur du cambium assure son isolement des feux de brousse.

— L'abondance d'amidon dans les parenchymes lui confère des propriétés nutritives pour les animaux sauvages.

— La richesse en alcaloïdes encore mal définis peut expliquer ses divers usages pharmacologiques, sans toutefois être un inconvénient pour l'alimentation.

BIBLIOGRAPHIE

ADAM, J. G., 1963. — Les plantes utiles du Parc National du Niokolo-Koba (Sénégal). Comment vivre uniquement avec leurs ressources. *Notes africaines, IFAN, Dakar*, 97 : 5-21.

ADJANOHOUN, E. et al., 1979. — *Médecine traditionnelle et pharmacopée. Contribution aux études ethnobotaniques et floristiques du Mali.* A.C.C.T. éd., Paris, 291 p.

ADKINSON, J. A. M., 1913. — Some features of the anatomy of the Vitaceae. *Ann. Bot., Lond.* 27 : 133-139.

BASILEVSKAIA, V., 1969. — *Plantes médicinales de Guinée*. Imprimerie Nationale de Guinée, Conakry, 271 p.

BERHAUT, J., 1971. — *Flore illustrée du Sénégal*, 1. Gouvernement du Sénégal, Ministère du Développement Rural, Direction des Eaux-et-Forêts éd., Dakar, Ampélidacées : 188-235.

BOUDET, G., 1970. — *Pâturages naturels de haute et moyenne Casamance (République du Sénégal).* Études agrostologiques 27, I.E.M.V.T. éd., Maisons-Alfort, 241 p.

BOUQUET, A. & DEBRAY, M., 1974. — *Plantes médicinales de la Côte d'Ivoire*. Travaux et documents de l'O.R.S.T.O.M., n° 32 : 16, Paris.

BOURREAU, E., 1957. — *Anatomie végétale*. 3 vol., Presses Universitaires de France, Paris.

BOWSMAN, H. H. M., 1914. — Mechanichal tissue development in certain North American Vines. *Bull. Torrey Bot. Club* 41 : 465-472.

DADSWELL, H. E. & RECORD, S. J., 1936. — Identification of woods with conspicuous rays. *Trop. woods* 48 : 1-30.

DALZIEL, J. M., 1948. — *The useful plants of West Tropical Africa*. The Crown agents for the Colonies, London : 303.

DESCH, E., 1941. — Manual of Malayan timbers. *Malayan For. Rec.*, n° 15, vol. 1 : 328.

DESCOING, B., 1972. — Vitacées, Leeacées. *Flore du Cameroun* 13 : 98-101.

GEERLING, C., 1982. — *Guide de terrain des ligneux sahéliens et soudano-guinéens*. Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen, Nederland, 82-83 : 332.

GREENWAY, P. J., 1941. — *In* BOUQUET, A. & DEBRAY, M., 1974.

HESS, R. W., 1936. — Occurence of raphids in wood. *Trop. woods* 46 : 22-31.

HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., *in* KEAY, R. W. J., 1958. — *Flora of West Tropical Africa* 1 (2). Ampelidaceae : 672-682.

IRVINE, F. R., 1961. — *Woody plants of Ghana*. Oxford University Press, London : 486-487.

KERHARO, J., 1974. — *La pharmacopée sénégalaise traditionnelle*. Ed. Vigot, Paris : 783.

LA RIVIÈRE, H. C. C., 1921. — L'épaississement des tiges de Vitis lanceolaria Wall. *Ann. Jard. Bot. Buitenz.* 31 : 141-166.

LAVIE, P., à paraître. — *Monographie des Vitacées du Sénégal*.

METCALFE, C. R. & CHALK, L., 1972. — *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford : 413-419.

RECORD, S. J., 1927. — Occurrence of calcium carbonate deposit in wood. *Trop. woods* 12 : 22-26.

REHDER, A., 1945. — Moraceae, Hippocastanaceae et Vitaceae. Nomina conservanda. *Jour. Arnold Arbor.* 26 : 277-279.

SOLEDERER, H., 1908. — *Systematic anatomy of the Dicotyledons*. English edition translated by L. A. Boodle and F. E. Fritisch, Oxford, 2 vols : 1183.

Revue bibliographique — *Reviews*

Dahlgren, R. M. T., Clifford, H. T. & Yeo, P. F. *The families of the Monocotyledons. Structure, Evolution and Taxonomy.* In cooperation with Faden, R. B., Jacobsen, N., Jakobsen, K., Jensen, S. R., Nielsen, B. J. & Rasmussen, F. N. 1985. 225 figs. XII + 520 pages. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York et Tokyo. ISBN 3-540-13655-X.

Cet ouvrage est de haute tenue, et il vient à point, s'ajoutant à quelques autres publiés ces dernières années, pour montrer l'état actuel de la systématique à son plus haut niveau. Admirablement présenté et confectionné, extrêmement soigné dans la rédaction, il comprend deux parties de tailles inégales mais également importantes. D'abord un traitement d'ordre général (environ 100 pages) où l'on considère ce qui relève du vocabulaire, des méthodes, des problèmes (notamment ceux de l'évolution et de l'origine des Monocotylédones) : partie d'un grand intérêt dans laquelle l'accent est mis sur les fondements théoriques de la systématique. On y trouve l'analyse comparative des caractères dans la plus large gamme possible : morphologiques, anatomiques, ultrastructuraux, embryologiques, palynologiques et chimiques. Les auteurs sont, à juste titre, tout à fait persuadés que la taxonomie (la systématique) est une science, et donc que la théorie en est la trame. D'où la nécessité des travaux de morphologie comparative. D'où aussi la fragilité de la classification si la théorie n'est pas bien assise. DAHLGREN, CLIFFORD & YEO ont adopté, bien entendu, un certain nombre de positions théoriques, et se trouvent donc, bien qu'avec une grande prudence, engagés. Je parlerai de leur engagement, mais abstraction faite de celui-ci qui enrichit certainement l'apport, le livre doit être considéré comme indispensable à tout botaniste, étant donné la somme de données qu'il représente, l'objectivité des auteurs, les idées qu'il suggère (fussent-elles d'opposition), l'honnêteté et la rigueur qui ont présidé à l'élaboration. Soyons net : c'est un livre magistral.

Le corps principal de l'ouvrage est la présentation taxonomique des Monocotylédones : il y a 10 super-ordres, 24 ordres et une centaine de familles. Chaque taxon est amplement décrit, y compris les sous-familles. Il y est fait état de près de 700 références bibliographiques (j'ai noté l'absence de GUIGNARD, 1961, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 12, 2 : 491-610 et aussi de JACQUES-FÉLIX, 1957, C. R. Acad. Sc. 245 : 1260-1263). L'esprit qui a présidé à l'élaboration taxonomique relève, on le voit, de la volonté d'établir des taxons aussi homogènes que possible, donc d'aller dans le sens qui en augmente le nombre. Quelques remarques concernant la taxonomie : les Typhales entrent dans les Bromeliiflores (avec Bromeliales, Velloziales, Phylidrales, Haemodorales et Pontederiales). Les Arales forment un super-ordre à elles-seules. Les Liliiflores représentent un énorme morceau : Dioscoreales, Asparagales, Melanthiales, Burmanniales et Liliales (dont, bien entendu, font partie les Orchids : Apostasiaceae, Cypridiaceae et Orchidaceae).

Il faudrait de nombreuses pages pour commenter comme il se doit un monument de cette importance dans lequel est incorporée une pensée extrêmement moderne et stimulante. Mais je ne puis résister à donner ma propre opinion sur au moins une question théorique fondamentale. Auparavant un mot encore : je regrette que les travaux si passionnants de ILTIS sur l'origine du Maïs, de même que ceux, non moins attachants (et si riches d'enseignements pour la compréhension de l'évolution), de CHEESMAN, de SIMMONDS et autres, de LA TRINIDAD, sur l'évolution du *Musa* n'aient pas été pris en compte : ils avaient, dans ce beau livre, si scientifiquement vivant, une place sur mesures.

Je ne discuterai ici, quelque peu, que la question qui a, de toute évidence, hanté les auteurs du livre, à savoir : celle de l'origine des Monocotylédones. A de nombreuses reprises, ils y reviennent ; et ils ont eu l'ambition (ce qu'atteste le complément du titre porté sur la couverture : « structure, évolution et taxonomy ») de ne pas « se défiler » à cet égard. Leur conception est d'ailleurs des plus classiques : pour eux, le caractère primitif de la fleur hermaphrodite ne fait pas de doute et ils font leur la théorie de la syncotylie de SARGANT, et aussi, ce qui va de pair, celle de la descendance des Monocotylédones à partir des Dicotylédones. Ils n'en présentent pas moins très largement, et très bien, la théorie de BURGER (1977, 1981) qui, précisément, en alternative à la théorie généralement admise, donne les Monocotylédones comme ancestrales (ils n'ignorent pas non plus les idées de JACQUES-FÉLIX, 1982).

Prenons le cas, particulièrement bien développé dans l'ouvrage, des *Cyperaceae* (Commeliniflorae). Il offrirait, pour les auteurs, l'exemple d'une ***réduction*** particulièrement poussée de la fleur. Les *Mapanioideae* représenteraient un ensemble de structures très évoluées dans la famille, et aussi les *Sclerioideae*. Les fleurs y sont très réduites, les mâles pouvant être représentées par une seule étamine, les femelles par un pistil solitaire. Comment expliquer que chez *Scirpodendron* chaque anthère est soutenue par une bractée ? Tel est le problème-clé. Les fleurs du *Scirpodendron* sont extrêmement simples : nues, les mâles 1-staminées et axillaires sur la rachilla (axe), les femelles 3-carpellées et terminant chacune une rachilla ; les bractées axillant les fleurs mâles sont alternes, sauf les deux bractées proximales, également fertiles, qui sont opposées, dans le plan transverse. Nous sommes là devant un pseudanthe typique. Il faut souligner deux faits : 1) les deux bractées proximales sont opposées, dans le plan transverse. C'est une disposition remarquable chez une Monocotylédone ; elle peut inciter à admettre la nature double de la prophylle adossée du *Lipocarpha* (*Cyperoideae*). Un problème à résoudre ; 2) la spirale des bractées de l'épillet se termine souvent par quelques bractées stériles (aisselles vides) immédiatement avant que ne se forme la fleur femelle. Cette disposition évoque exactement celle de certaines Dicotylédones très primitives, probablement proches de celles qui devaient exister au moment de la divergence des deux grandes lignées, à savoir les Piperales et les Chloranthales. Il est clair à mes yeux que le pseudanthe du *Scirpodendron* est une structure non pas avancée, mais très archaïque, restée à un stade préfloral ; et de même le pseudanthe du *Mapania*. De ces structures ont dérivé celles d'*Hypolytrum* (*Mapanioideae*), de *Scirpus* (*Scirpoideae*), de *Cyperus* (*Cyperoideae*), etc.

L'hypothèse d'un prototype présumé du *Scirpodendron* ayant, à la place de la fleur 1-staminée, une pousse florifère bisexuée ne change rien puisque cette pousse est elle-même constituée sur le même modèle, avec une fleur femelle terminale et des fleurs 1-staminées axillaires. Cette architecture, un peu plus composée, a en effet dû exister : elle permet de comprendre très bien la fleur hermaphrodite du *Lipocarpha*. Je ne crois pas, par ailleurs, qu'il faille représenter le diagramme de l'*Hypolytrum* avec une étamine antérieure axillée par une bractée théorique. Dans ce genre, le pseudanthe est devenu véritablement une fleur, l'étamine antérieure est homologue du phyllome supposé théorique, et elle en occupe le site. Dans la souche ancestrale du *Scirpodendron*, une phase d'évolution a dû comporter des fleurs femelles nues, axillaires, 1-carpellées, soit vers le sommet d'un épillet 2-sexué, soit sur un épillet à part. La fleur femelle résulte toujours de la transformation phylogénétique d'un épillet avec fleurs mâles à la base et fleurs femelles au sommet. Chez les *Carex* à épillet 2-sexué, les fleurs femelles sont à la base ; la fleur hermaphrodite n'y existe jamais. En fait, dans le genre *Carex*, il y a deux degrés d'évolution : celui de la ***fleur*** mâle et celui du ***pseudanthe*** femelle, l'utricule étant interprétée comme résultant de la fusion de deux prophylles et, chez certaines espèces, l'axe de la fleur étant conservé. Chez certains *Kobresia* (*Caricoideae*) l'axe homologue de la fleur femelle de *Carex* porte une fleur femelle à la base avec une bractéole adossée, et au-dessus une « fleur » mâle avec bractée : c'est une structure ancestrale par rapport au *Carex*. Les auteurs rejettent les vues de KERN, selon lequel à partir des *Mapanioideae* auraient dérivé les différents types structuraux dans la famille. Je rejoins, quant à moi, les vues de KERN, mais je pense qu'il ne faut pas pour autant assimiler la fleur du *Cyperus* à un pseudanthe. Il faut admettre tout simplement que les *Mapanioideae* sont un complexe extrêmement archaïque qui représente un stade d'invention de la fleur angiospermienne. Avec la fleur de *Cyperus* l'invention est faite, mais la structure ancestrale est celle du *Scirpodendron*. CRONQUIST (1981) est plutôt, lui aussi, contre l'interprétation de l'origine pseudanthiale des fleurs comme *Cyperus* ou *Scirpus*. En fait, pour moi, cette fleur est bien une vraie fleur mais d'origine pseudanthiale. Les *Mapanioideae* n'ont réussi que partiellement à inventer la fleur.

Les Commeliniflores (*Commelinidae* de TAKHTAJAN, dont on a retiré les Typhales) sont une immense lignée dont les racines ancestrales n'ont pas été oblitérées, et il est à espérer que les travaux à

venir permettront de progresser dans l'analyse de ce groupe extraordinairement important sur le plan théorique. Je pense que la fleur primitive des *Cyperaceae* était nue et unisexuée, 1-staminée ou 1-carpellée : c'était un simple sporange ou synange mâle ou femelle.

En ce qui concerne l'origine des Monocotylédones, il y a deux hypothèses principales : ou bien ce sont les Dicotylédones qui sont ancestrales, ou bien ce sont les Monocotylédones. La plupart des systématiciens et morphologistes contemporains, dont DAHLGREN et ses collaborateurs, se rallient à la première. La seconde cependant a reçu une impulsion nouvelle de la part de notre collègue de Chicago, BURGER (1977, 1981). Le livre que nous présentons fait une belle place, et très objectivement, à l'exposé du problème. BURGER a eu le mérite d'adopter une attitude courageuse et qui devrait être très féconde. Le tableau qui est rapporté, page 56, est repris, mais considérablement modifié, de BURGER (1977) : par ce tableau DAHLGREN et ses collaborateurs présentent l'hypothèse selon laquelle des Angiospermes primitives à fleurs hermaphrodites, nues, très simples, telles celles des Chloranthacées (idée de BURGER) auraient pu être à l'origine des deux lignées d'Angiospermes. Le schéma suggéré par ce tableau, et qui revient pour l'essentiel à BURGER, représente une excellente hypothèse de travail. Dans l'état qui lui est attribué, il est cependant très critiquable. Le point de départ en est la fleur dite « en ligne » des Chloranthacées, composée à l'aisselle d'une bractée d'un carpelle à suture adaxiale et soit de une étamine antérieure, soit de deux, soit de trois étamines antérieures. Par cyclisation de trois fleurs 2-staminées on obtient la fleur hypothétique composée de trois sépales, trois fois deux étamines, trois carpelles. A partir de ce type on passe aux Saururacées et aux Pipéracées, ainsi qu'aux Cabombacées et aux Nymphaeacées, et autres Dicotylédones (par addition de pièces périanthaires). Mais aussi aux Monocotylédones 3-mères et aux Lactoridacées (Dicotylédones).

Malheureusement, le point de départ est inacceptable : la fleur hermaphrodite « en ligne » n'est nullement primitive. Elle a été imaginée d'après l'organisation apparente de *Chloranthus* et de *Sarcandra*, or ces structures florales « en ligne » sont très probablement des structures dérivées ayant pour origine (travaux de MOORE sur *Ascarina*, 1977) des fleurs 1-sexuées nues. Aucun exemple ne peut être donné de fleur s'étant édifiée à partir de fleurs hermaphrodites « en ligne ». Les diagrammes donnés de fleurs de *Saururus* et de *Houttuynia* ne correspondent nullement à la réalité. Chez *Houttuynia*, il y a généralement trois carpelles, dont un postérieur ; donc pas d'étamine antérieure. Chez *Saururus*, il y a le plus souvent six étamines distribuées en deux ensembles dans un plan médian (j'ai une étude prête pour la publication sur ces genres). BURGER lui-même accepte, à tort, comme type floral ancestral des Angiospermes, la fleur hermaphrodite : il admet aussi le caractère dérivé de l'anémogamie chez les Chloranthacées.

Un mot encore : pour les tenants de l'hypothèse généralement admise de l'origine des Monocotylédones à partir des Dicotylédones un problème se pose : quel a été le mécanisme de transformation morphologique menant à la réduction du nombre des cotylédons ? Deux hypothèses principales ont été proposées : l'une mettant en avant la notion d'avortement et de disparition de l'un des cotylédons, l'autre prônant la notion de fusion des cotylédons (et aussi des prophylles), en position postérieure, c'est une syncotylie. On a prétendu que A. ARBER avait opté pour la première, à l'encontre de E. SARGANT, auteur de la seconde. A la vérité Miss ARBER a simplement suggéré qu'on pourrait tout simplement faire intervenir la notion de rythme de croissance, lequel, chez les Monocotylédones, produit une seule feuille à chaque nœud (les feuilles sont généralement alternes). BURGER a repris pour son compte cette vue. Je pense quant à moi qu'aucune des théories proposées n'est satisfaisante. La différence fondamentale entre les deux grandes lignées doit être en rapport avec les symétries. Certains mécanismes décelés chez les Dicotylédones primitives (Chloranthacées, Saururacées), permettent de comprendre comment a dû se faire la divergence, sans faire appel ni à la syncotylie, ni à l'avortement d'un cotylédon (ni à l'hypothèse du protocorme Jacques-Félicien). Je crois que le nombre de cotylédons est en rapport organique avec la structure entière de la plante, et qu'il n'a rien à voir avec la sorte d'épiphénomène que seraient syncotylie et avortement. L'état originel des Angiospermes, qu'elles eussent alors un ou deux cotylédons, devait être très proche de celui des Monocotylédones ; et en pensant ainsi je me situe très près de BURGER dans son travail de 1981.

En conclusion, le très beau livre de DAHLGREN, CLIFFORD & YEO, qui nous a entraîné au très long commentaire critique que l'on vient de lire, devra prendre place à côté de ceux auxquels l'on se réfère en permanence, sur une étagère à portée de la main.

Jean-F. LEROY.

Gaussen, H., Leroy, J.-F. & Ozenda, P. *Précis de Botanique. 2. Végétaux supérieurs*, 2e édition. 1982. XI + 579 pages, 257 figs. Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan, Mexico, Rio de Janeiro. ISBN 2-225-65483-2.

La nouvelle édition du Précis de Botanique, tome II, diffère profondément de la précédente. L'important chapitre qui traite de la systématique des Angiospermes a été rédigé par Monsieur Jean-François LEROY, professeur titulaire de la chaire de Phanérogamie au Muséum national d'Histoire naturelle. Il a été conçu pour donner au lecteur une vue d'ensemble du sous-embranchement le plus touffu des Phanérogames. Les Angiospermes, qui comptent près de 250 000 espèces décrites, sont réparties entre 300 et quelques familles, en majorité intertropicales. Sans donner la prééminence à celles-ci, il convenait de ne plus les ignorer.

Le lecteur trouvera donc dans le nouveau Précis de Botanique, un exposé complet de la systématique des Angiospermes, où les familles européennes et exotiques sont traitées en fonction de leur importance théorique et économique.

Les textes qui concernent les Gymnospermes ont été remaniés et complétés par le Professeur Henri GAUSSEN, peu de temps avant sa mort. Ils tiennent compte des ultimes progrès de la botanique.

Tous les auteurs du Précis ont désiré montrer l'évolution des groupes de végétaux supérieurs et mettre en évidence les affinités qui existent entre les ordres et les différentes familles sachant qu'une classification n'a de valeur que si elle tient compte des vicissitudes évolutives.

Les livres d'enseignement supérieur doivent être de haut niveau, sinon ils ne sont pas la mine où l'étudiant puise l'information qui complète, précise celle qu'il reçoit ex-cathedra. Le Précis de Botanique tel qu'il a été conçu satisfait entièrement à cette exigence.

Texte repris de l'Introduction à ce Précis par P. P. GRASSÉ.

Harrap's Science Dictionnaire (Anglais-Français ; Français-Anglais). 1985. 320 + 302 pages. Harrap, London, Paris.

Ce dictionnaire bilingue des termes scientifiques, couvre de larges domaines concernant la biologie, la physique, la chimie, l'anatomie, la zoologie, la physiologie, la géologie ... mais aussi des domaines plus spécialisés : la biochimie, la génétique, la microbiologie, la toxicologie ... ou des domaines plus usuels : la construction mécanique, l'électricité, la photographie, les textiles.

Cet ouvrage peut donc être utile au traducteur, au lecteur de revues étrangères spécialisées, à l'étudiant et à l'enseignant. Il est le premier à regrouper autant de mots scientifiques et techniques dans un même volume.

Achevé d'imprimer le 28 mars 1986.

Le Bulletin du 3e trimestre de l'année 1985 a été diffusé le 15 janvier 1986.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 001 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4[e] série, 7, 1985

SECTION B, ADANSONIA

SOMMAIRE

ALLORGE, L. — Contribution à l'étude des graines des *Apocynaceae-Tabernaemontanoideae* : Origine de l'arille et ornementation du tégument séminal.......................... n° 4 : 433-451

ASONGANYI, J. — Sur deux espèces de *Pennisetum* (*Gramineae*) endémiques du Cameroun........... .... n° 3 : 251-253

BARABÉ, D., BROUILLET, L. & BERTRAND, C. — Les Bégonias à placentation pariétale : cas de *Begonia masoniana* Irmscher.. n° 4 : 403-414

BERG, C. C. — Studies on the Flora of the Guianas 15. A new species of *Cecropia* (*Cecropiaceae*) from French Guiana.. n° 3 : 255-258

BERG, C. C. — Studies on the Flora of the Guianas 16. A new species of *Pilea* (*Urticaceae*) from French Guiana.. n° 4 : 429-431

BERTRAND, C. — Voir BARABÉ, D.

BOSSER, J. & RABEVOHITRA, R. — Présence du genre *Schrebera* Roxb. (*Oleaceae*) à Madagascar...... .... n° 1 : 59-66

BROUILLET, L. — Voir BARABÉ, D.

DAWSON, J. W. — New species of New Caledonian *Tristaniopsis* Brongn. & Gris (*Myrtaceae*) and comments on other species.. n° 2 : 177-193

DEROIN, T. — Contribution à la morphologie comparée du gynécée des *Annonaceae-Monodoroideae*.. .... n° 2 : 167-176

FAŸ, E. (DE). — Recherche de marqueurs du mode de croissance cambiale chez *Hevea brasiliensis* (*Euphorbiaceae*) : Les anneaux de croissance rythmique du bois juvénile..... n° 2 : 139-154

FISHER, J. B. & WEEKS, C. L. — Tree architecture of *Neea* (*Nyctaginaceae*) : Geometry and simulation of branches and the presence of two different models................ n° 4 : 385-401

FLORENCE, J. — Sertum polynesicum I. *Plakothira* Florence (*Loasaceae*), genre nouveau des îles Marquises.. n° 3 : 239-245

GILL, L. S. & HUSAINI, S. W. H. — Cyto-geographical studies of the genus *Sesbania* (*Leguminosae*) from Nigeria.. n° 3 : 331-336

HOUNGNON, P. — Voir DE SOUZA, D.

HUSAINI, S. W. H. — Voir GILL, L. S.

JACQUES-FÉLIX, H. — Les *Memecyleae* (*Melastomataceae*) de Madagascar (2[e] partie)... n° 1 : 3-58

JACQUES-FÉLIX, H. — Organographie comparée des plantules de *Zosteraceae* et de *Poaceae* (*Liliopsida*) : Rapports phylogéniques entre ces deux familles.................... n° 4 : 377-383

JÉRÉMIE, J. & JEUNE, B. — Un cas probable de spéciation sympatrique chez *Utricularia alpina* Jacq. (*Lentibulariaceae*) aux Petites Antilles.................................. n° 3 : 213-237

JEUNE, B. — Voir JÉRÉMIE, J.

JONSSON, L. — Voir NILSSON, L. A.

LEBRUN, J.-P., STORK, A. L., NILSSON, S. & WÜEST, J. — Une nouvelle espèce de *Neuracanthus* (*Acanthaceae*) du Kenya septentrional.................................. n° 2 : 155-160

MCPHERSON, G. — *Scagea*, a new genus of *Euphorbiaceae* from New Caledonia... n° 3 : 247-250

MCPHERSON, G. — The identity of *Leucopogon violaceospicatus* Guillaumin (*Epacridaceae*) and its transfer to the genus *Styphelia*.................................. n° 4 : 453-456

MORAT, PH. & VEILLON, J.-M. — Contribution à la connaissance de la végétation et de la flore de Wallis et Futuna.............................. n° 3 : 259-329

NAIR, N. C. — Voir SREEKUMAR, P. V.

NAIR, V. J. — Voir SREEKUMAR, P. V.

NAYAK, P. — Voir RAO, T. A.

NICOLAS, P. — Contribution à l'étude du genre *Hemionitis* L. 3. La ramification de *H. arifolia* (Burm.) Moore (*Adiantaceae*) et conclusions générales relatives à ce genre... n° 1 : 105-110

NICOLAS, P. — Contribution à l'étude de *Adiantum trapeziforme* L. (*Adiantaceae*). n° 3 : 341-351

NILSSON, L. A. & JONSSON, L. — The pollination specialization of *Habenaria decaryana* H. Perr. (*Orchidaceae*) in Madagascar.............................. n° 2 : 161-166

NILSSON, S. — Voir LEBRUN, J.-P.

NKONGMENECK, B.-A. — Un nouveau *Cola* (*Sterculiaceae*) du Cameroun.......... n° 3 : 337-339

PEYRE DE FABRÈGUES, B. — *Aristida longiflora* Schumach. et *A. pallida* Steud. (*Gramineae*) : taxa distincts.............................. n° 2 : 195-202

RABEVOHITRA, R. — Voir BOSSER, J.

RAKOTONDRAINIBE, F. — Les Ptéridophytes d'une forêt naturelle d'altitude à Madagascar (réserve spéciale d'Ambohitantely) : Étude floristique et répartition.............. n° 4 : 415-427

RAO, T. A. & NAYAK, P. — On foliar sclereids in the tribe *Peniantheae* of the *Menispermaceae*...... .... n° 2 : 203-210

RAYNAL-ROQUES, A. — *Striga baumannii* Engl. (*Scrophulariaceae*), espèce hémiparasite et géopyrophyte.............................. n° 2 : 123-133

REYNAUD, C. — Étude des téguments des graines de quelques *Hypericum* (*Guttiferae*) méditerranéens observés au M.E.B. I.............................. n° 1 : 85-96

ROSSIGNOL, L. & ROSSIGNOL, M. — Architecture et tendances évolutives dans le genre *Phyllanthus* (*Euphorbiaceae*).............................. n° 1 : 67-80

ROSSIGNOL, M. — Voir ROSSIGNOL, L.

SANTISUK, T. — A new species of *Dolichandrone* (*Bignoniaceae*) from S. E. Asia... n° 1 : 97-103

SCHOTSMAN, H. D. — Une nouvelle espèce de *Callitriche* (*Callitrichaceae*) de Papoua-Nouvelle-Guinée : *C. cycloptera* Schotsm. .... n° 2 : 115-121

SCHOTSMAN, H. D. — Biologie florale des *Callitriche* (*Callitrichaceae*) : II. Étude sur quelques espèces d'Océanie.............................. n° 4 : 357-375

SOUZA, S. (DE) & HOUNGNON, P. — *Cissus populnea* Guill. & Perr. (*Vitaceae*) en République Populaire du Bénin.............................. n° 4 : 457-468

SREEKUMAR, P. V., NAIR, V. J. & NAIR, N. C. — *Ischaemum keralensis*, a new species of *Poaceae* from Kerala (India).............................. n° 2 : 135-137

STORK, A. L. — Voir LEBRUN, J.-P.

VEILLON, J.-M. — Voir MORAT, PH.

VILLIERS, J.-F. — Une nouvelle espèce de *Nothapodytes* Blume (*Icacinaceae*) en Indochine.......... .... n° 1 : 81-84

WEEKS, C. L. — Voir FISHER, J. B.

WÜEST, J. — Voir LEBRUN, J.-P.

Revue bibliographique.............................. n° 1 : 111-112 ; n° 4 : 469-472

Dates de diffusion de la section B, 7, 1985 :

1er trimestre : 19 juillet 1985
2e trimestre : 17 octobre 1985
3e trimestre : 15 janvier 1986
4e trimestre : 18 avril 1986

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais depuis 1970, surtout, la revue est ouverte aux divers aspects des différentes disciplines.

La *1^re^ série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2^e^ série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3^e^ série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (n^os^ 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie n^os^ 1 à 356 ; Sciences de la Terre, n^os^ 1 à 70 ; Botanique, n^os^ 1 à 35 ; Écologie générale, n^os^ 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, n^os^ 1 à 19.

La *4^e^ série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, fusionnant en 1981 avec Adansonia ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE (BOTANIQUE)

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées.

T. 26. Diptérocarpacées. Taxonomie. Phylogénie. Écologie (Entretiens du Muséum, Paris, 14-17 juin 1977), 1979, 162 p., pl., fig.
T. 27. Palynologie et Climats (Entretiens du Muséum, Paris, 16-18 octobre 1979), 1980, 304 p., pl., fig.
T. 28. Roquebert, M.-F. Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques, 1981, 79 p., pl., fig., 4 tabl.
T. 29. Keddam-Malplanche, M. Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du *Gabon* : morphologie et tendances évolutives, 1985, 109 p., 16 pl., fig., 18 tabl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

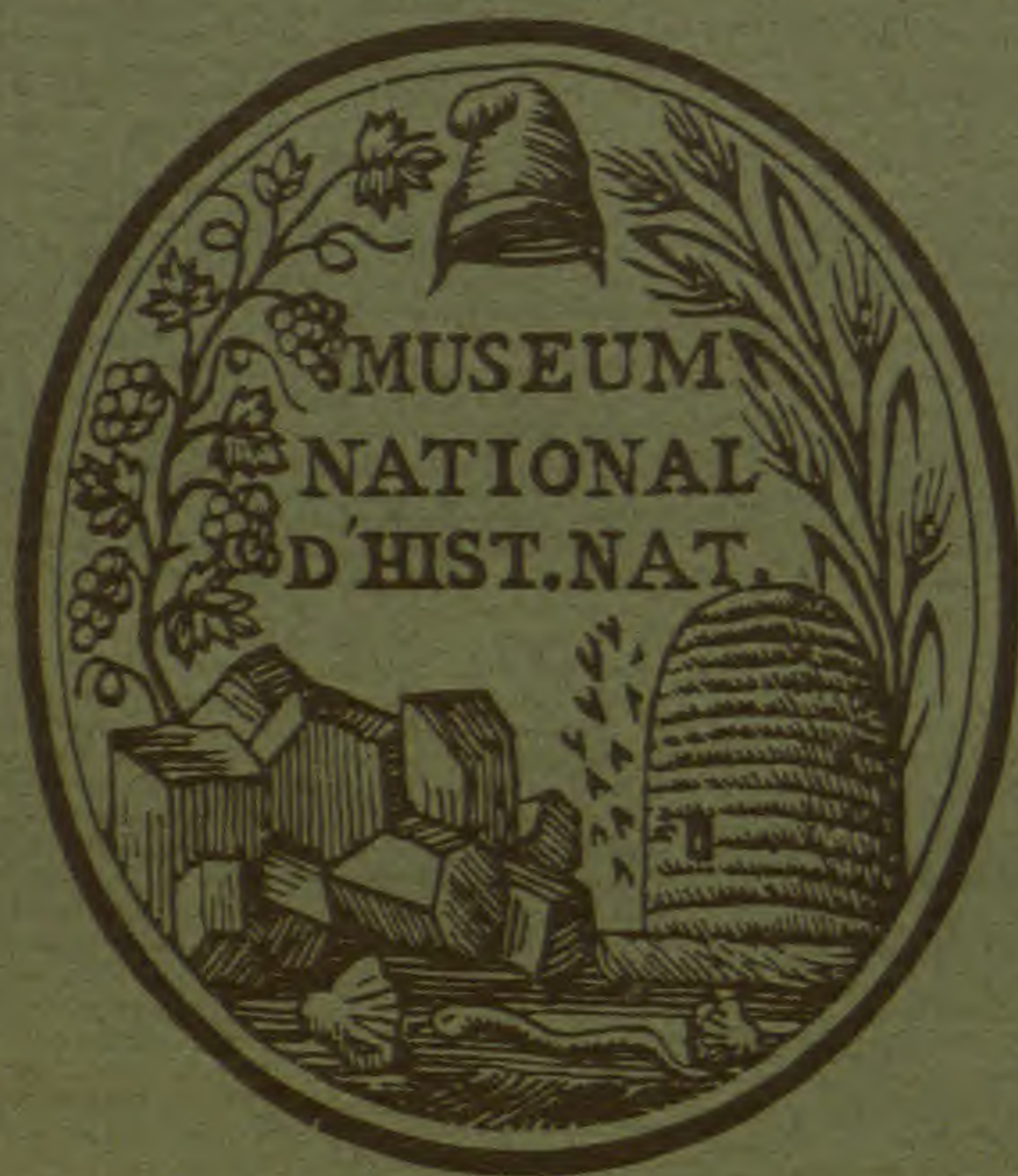
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- Flore de Madagascar et des Comores, 91 vol. parus.
- Flore du Gabon, 27 vol. parus.
- Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 22 vol. parus.
- Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 14 vol. parus.
- Flore du Cameroun, 27 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 331.35.21).

- Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.